

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ОЗЕРОВЕДЕНИЯ

ОЗЕРО КУБЕНСКОЕ

ЧАСТЬ

2

ГИДРОХИМИЯ
ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ
РАСТИТЕЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА

857577



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛЕНИНГРАД — 1977

УДК 577.472(28); 285.23

Озеро Кубенское. Часть II. Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества. Л., „Наука“, 1977. 220 с.

Книга является второй частью трехтомного издания „Озеро Кубенское“. В ней освещаются особенности гидрохимического режима озера: общая минерализация и ее колебания в течение года, основной ионный состав вод, содержание органического вещества и биогенных элементов в водной толще, газовый режим. Описываются донные отложения, их гранулометрический состав и стратиграфия, определен химический состав грунтов, выявлены особенности седиментации и распределения различных типов осадков по площади озера. Приводится геоботаническая характеристика озера, 30% площади которого заняты группировками макрофитов, и определены продукционные возможности высших водных растений. Большое внимание уделено сообществам водорослей обрастаний и фитопланктону. Изучена их динамика и подсчитаны биомасса и продукция. Подробно исследованы микроорганизмы водной толщи и донных отложений, установлены численность и биомасса бактерий. Выяснены состав диатомовых комплексов пелогена и условия их формирования. Приведена палинологическая характеристика колонок донных отложений. Лит. – 133 назв., ил. – 35, табл. – 55.

О т в е т с т в е н н ы й р е д а к т о р
И. М. РАСПОПОВ

О $\frac{20902-577}{055(02)-77}$ 371-77

© Издательство „Наука“, 1977

На северо-западе европейской территории Советского Союза расположены крупные озера – Кубенское, Воже и Лача, водные ресурсы которых предполагается частично использовать для пополнения вод р. Волги. Научное обоснование проекта переброски северных вод потребовало новых, современных знаний об этих озерах. Поэтому Институту озероведения АН СССР было поручено всесторонне и комплексно изучить эти озера с целью получения данных, которые легли бы в основу разработки мероприятий по рациональному их использованию в народном хозяйстве. Поскольку проектируемая переброска воды неизбежно повлечет за собой изменение естественного режима этих водоемов, в частности гидрохимического и гидробиологического, на Институт озероведения возлагалось также составление прогнозов ожидаемых изменений.

Для решения поставленной задачи была создана Вологодско-Архангельская экспедиция, которая на оз. Кубенском проводила свои исследования в 1972–1974 гг. Сбор полевого материала осуществлялся различными способами, основным из которых являлись комплексные рейсы, проводившиеся по заранее разработанной сетке станций, охватывавшей все озеро. В них принимали участие гидрологи, гидрохимики и биологи. Во время специализированных рейсов изучались отдельные элементы режима озера. Комплексные суточные станции позволили получить представление о краткосрочных изменениях, а постоянно действовавшие в течение экспедиционного периода актинометрический, водомерный (оснащенный самописцем уровня) и другие посты давали возможность проследить за долгосрочными изменениями различных сторон режима водоема.

Итогом обработки и анализа полевых и литературных материалов явилась коллективная монография Озеро Кубенское в трех частях. Первая посвящена характеристике гидрологического режима озера в широком смысле этого понятия и метеорологическим особенностям района исследований. В третью вошли главы, касающиеся животного населения водоема, и прогноз ожидаемых изменений гидрохимического и гидробиологического режимов при переброске части стока в р. Волгу.

В настоящей, второй, части монографии освещены вопросы формирования и распределения донных отложений, дана оценка их роли в балансе биогенных веществ в водоеме,

изложены особенности формирования различных растительных сообществ (высших водных растений, перифитона и фитопланктона), динамика развития и продуктивность этих сообществ. Большое внимание уделено бактериальному населению водной толщи и донных отложений и процессам бактериального загрязнения. Завершают книгу главы, отражающие вопросы строения донных диатомовых комплексов и палинологии донных отложений.

ГИДРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ОЗ. КУБЕНСКОГО И ЕГО ПРИТОКОВ¹

Режимные гидрохимические наблюдения на озере и его притоках проводились по стандартной сетке станций (рис. 1). Отбор проб для определения ионного состава воды р. Кубены осуществлялся ежемесячно с марта 1972 г. по август 1974 г., р. Уфтьюги — до конца 1973 г., а р. Бол. Ельмы — 3–5 раз в году. Пробы воды на ионный состав фиксировались хлороформом. Определение биогенов в воде озера производилось ежемесячно с марта–мая по сентябрь.

Большинство компонентов состава воды анализировалось стандартными методами, широко используемыми в гидрохимической практике (Алекин и др., 1973). Кроме общепринятых методов анализа в работе использовались и другие. Так, при определении содержания сульфатных ионов применялся колориметрический полумикрометод (Соловьева, 1966), хлоридных ионов — меркурометрический метод. Содержание ионов щелочных металлов в большинстве случаев определялось расчетным путем, а в 1974 г. — аналитически, методом эмиссионной и атомно-абсорбционной пламенной фотометрии; содержание органического углерода — персульфатно-ампульным методом (в модификации Э.А. Румянцевой). Определение органического фосфора выполнено А.Г. Бакулиной, органического углерода — Э.А. Румянцевой и Д.З. Ульяновой. В определении солевого состава вод принимала участие Л.И. Соломахина.

1.1. Гидрохимическая характеристика притоков

Общность климатических условий водосборного бассейна оз. Кубенского определяет сходство основных гидрохимических характеристик всех притоков озера. Избыточная увлажненность верхних слоев почво-грунтовой толщи водосбора в течение года — основная черта, определяющая гидрохимические особенности бассейна.

В результате промывного режима легко растворимые соединения (хлориды, нитраты, сульфаты) не могут здесь накапливаться. Их количество определяется равновесием процессов растворения и выноса растворенных соединений органического и неорганического

¹ Глава написана Л.Ф. Жехновской.

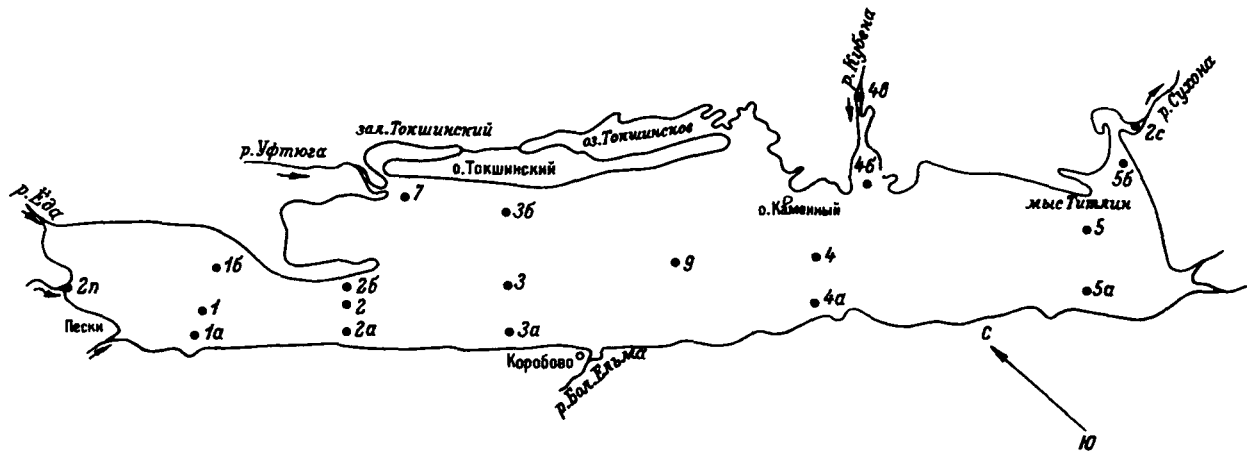


Рис. 1. Схема расположения станций наблюдений.

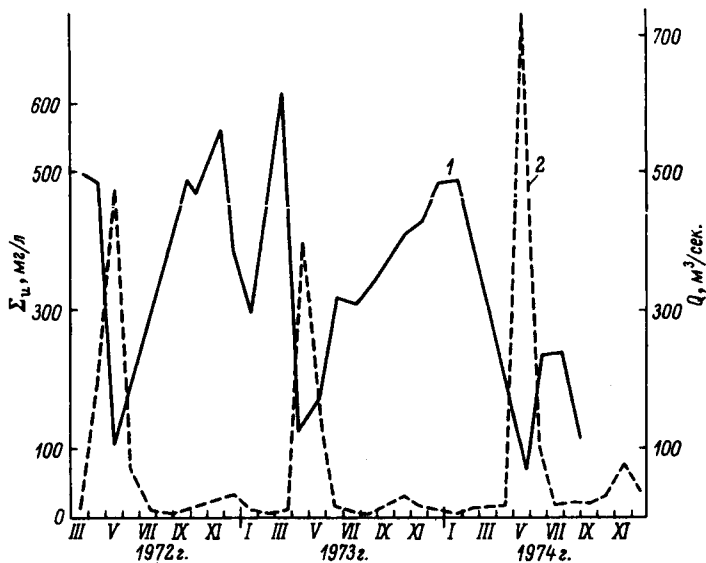


Рис. 2. Сезонные изменения минерализации воды ($\Sigma_{ц}$) и расхода воды (Q) р. Кубены.

1 - общая минерализация; 2 - расходы воды.

происхождения. При избытке влаги и недостатке тепла биохимические процессы протекают замедленно, накапливаются продукты неполного распада растительных остатков, происходит заболачивание водосбора. В таких условиях формируются речные воды гидрокарбонатно-кальциевого состава, как правило, с высоким содержанием органических веществ и железа. В то время как климатические условия способствуют формированию маломинерализованных речных вод, особенности литологического строения, а именно близко залегающие коренные породы пермских отложений - загипсованные известняки, накладывают отпечаток на ионный состав вод притоков в сторону увеличения их минерализации по сравнению с другими реками Севера.

1.2. Общая минерализация и ионный состав воды притоков

Река Кубена - главный приток озера. В период наших исследований минерализация ее воды в зимнюю межень достигала максимальных величин - 496-617 мг/л (рис. 2), тогда как,

по данным санэпидстанции г. Вологды, в средний по водности год зимой она составляет 325 мг/л. Минимальные годовые величины минерализации приходится на период весеннего половодья - от 72 до 125 мг/л. Летом 1973 г. минерализация воды варьировала от 321 до 419 мг/л, а в 1974 г. - от 114 до 241 мг/л; колебания эти обусловлены дождевыми паводками.

Ионный состав воды реки гидрокарбонатно-кальциевый, что, согласно классификации О.А. Алекина (1970), соответствует индексу C_{Ca} . Гидрокарбонатные ионы, как правило, составляют около 60% суммы анионов, а сульфат-ионы - от 30 до 40 экв.-% (120-140 мг/л). Содержание кальция в воде р. Кубены превышает содержание магния в 1.7 раза (табл. 1).

В экстремально маловодном 1973 г. произошли заметные изменения в анионном составе воды: как абсолютное, так и относительное содержание сульфатных ионов возросло. В период с декабря 1972 г. по май 1973 г. неоднократно наблюдалась смена гидрокарбонатного класса воды на сульфатный, что для рек Севера сравнительно редкое явление. Доля гидрокарбонатного иона в анионном составе ее снижалась при этом до 44-48 экв.-%. Увеличение концентрации сульфатов в маловодном 1973 г. указывает на повышение в питании рек роли подземных вод пермских отложений, включающих гипсованные известняки.

Река Уфтюга - второй по величине приток оз. Кубенского - дает около 10% общего поступления воды в озеро. Минерализация ее вод несколько выше, чем в р. Кубене (табл. 2). Сезонная динамика минерализации также определяется водным режимом реки: в конце зимней межени она выражалась в повышенных для северных рек ее величинах - 575-729 мг/л, а в весеннее половодье - в снижении их примерно до уровня вод р. Кубены - 122 мг/л - и постепенном повышении летом до 362-610 мг/л.

Воды р. Уфтюги имеют гидрокарбонатно-кальциевый состав, но гидрокарбонатность ее выражена более резко, чем у вод р. Кубены. Сульфат-ионы, содержание которых колеблется от 30 до 240 мг/л, преобладают над хлоридными и составляют 28-45 экв.-%. Преобладающим катионом является кальций, на долю которого приходится 45-70% (21-101 мг/л), магний составляет 27-45 экв.-% (8-56 мг/л), а ионы щелочных металлов - от 2 до 12 экв.-%.

Река Болельма - один из сравнительно крупных притоков, впадающих в озеро с южного берега. Максимальная минерализация воды в период зимней межени составила 871-968 мг/л, т.е. оказалась еще выше, чем у первых двух. Максимальная минерализация выше минимальной примерно в 8 раз. Столь значительная амплитуда связана с увеличением в зимний период роли высокоминерализованных подземных вод в питании реки. В отличие от первых двух рек в анионном составе воды этой реки преобладают сульфат-ионы - 52-72 экв.-% (174-509 мг/л). Лишь в период половодья воды сульфатного класса переходят в гидрокарбо-

Таблица 1

Ионный состав воды р. Кубены

Дата	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Σ _и	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺
	мг/л								экв.-%						
20 III 1972	259.1	6.7	114.6	83.2	30.5	3.8		497.9	62	3	35	61	37	2	
12 IV	234.3	6.1	120.1	76.0	23.5	19.6		480.6	59	3	38	58	30	12	
10 V	63.5	0.4	23.1	20.3	5.1	2.4		114.8	68	1	31	66	28	6	
10 VI	103.7	2.9	34.6	30.6	10.8	2.1		184.7	68	3	29	61	36	3	
29 VII	163.4	4.3	78.8	53.1	17.3	9.2		326.1	60	3	37	60	32	8	
10 IX	219.7	10.7	136.1	64.9	33.2	19.2		483.8	54	4	42	48	41	11	
10 X	236.4	8.4	118.2	68.3	31.3	14.6		477.1	59	4	37	52	39	9	
10 XI	259.2	9.9	157.0	79.8	43.4	6.1		555.4	55	4	41	51	46	3	
10 XII	150.4	7.1	134.0	62.2	26.3	4.8		384.8	45	4	51	57	40	3	
10 I 1973	142.9	4.3	76.7	46.2	20.4	2.0		292.5	58	3	39	57	41	2	
10 II	188.7	6.7	154.2	70.5	32.1	8.3		460.5	48	3	49	54	41	5	
10 III	240.7	11.0	215.8	93.6	42.8	13.8		617.7	45	3	52	53	41	6	
10 IV	51.5	3.8	39.8	17.3	8.9	4.5		125.8	47	6	47	49	41	10	
10 V	71.2	3.1	66.0	26.3	14.8	3.7		186.1	44	3	53	50	44	6	
10 VI	161.6	4.9	78.3	48.7	20.4	7.6		321.5	60	3	37	55	38	7	
10 VII	161.6	4.8	78.5	40.4	26.8	4.8		316.9	60	3	37	46	50	4	
25 VII	174.1	4.3	78.4	53.0	18.3	11.3		339.4	62	3	35	57	33	10	
10 IX	187.6	7.4	88.4	60.9	20.2	9.7	1.5	375.7	60	4	36	59	32	8	1
10 X	212.0	7.1	94.1	61.2	27.1	9.7	1.6	412.8	62	3	35	53	39	7	1
10 XI	231.0	7.4	88.4	67.1	25.7	13.0	1.1	433.7	64	4	32	55	34	10	1
10 XII	241.6	7.1	113.6	81.0	25.1	12.4	1.3	482.1	60	4	36	61	30	8	1
10 I 1974	243.3	8.6	112.8	80.3	25.1	12.9	1.6	484.6	60	4	36	60	31	8	1
17 V	34.9	1.2	16.3	16.9	1.5	0.9	0.6	72.3	60	3	37	82	12	4	2
19 VI	126.8	2.7	56.5	29.1	22.7	3.0	0.9	231.7	62	2	36	62	34	3	1
19 VII	125.6	2.7	49.9	41.7	11.5	3.7	0.8	235.9	65	2	36	65	29	5	1
26 VIII	72.1	4.6	33.8	20.7	9.0	3.2	1.1	144.5	58	4	38	54	38	7	1

Т а б л и ц а 2

Ионный состав воды р. Уфтюги

Дата	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	$\Sigma_{\text{и}}$	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+
	мг/л								экв.-%						
20 III 1972	345,9	5,0	207,6	90,6	55,9		24,5	729,5	56	1	43	45	45	10	
10 IV	250,2	3,8	94,5	73,8	38,8		3,0	454,1	66	2	32	60	38	2	
13 V	72,0	0	21,1	20,9	5,6		2,9	122,5	73	0	27	65	28	7	
29 VII	274,0	4,0	180,6	91,2	33,3		26,9	610,0	54	1	45	55	33	12	
10 II 1973	310,7	4,3	211,7	99,0	46,8		2,1	674,6	53	2	45	51	40	9	
10 III	193,7	14,0	240,0	81,1	43,8		2,3	574,9	37	5	58	47	42	11	
10 IV	61,4	2,4	30,4	20,2	8,2		0,7	123,3	59	4	37	70	28	2	
10 V	77,4	2,0	39,4	24,1	9,7		3,6	156,2	59	3	38	56	37	7	
10 VI	182,6	4,0	90,5	59,3	23,5		2,4	362,3	60	2	38	59	39	2	
11 VII	211,1	4,4	114,9	71,5	27,6		3,4	432,9	48	2	40	60	38	2	
10 X	235,9	7,1	100,0	74,1	25,2	10,2	2,1	454,6	63	3	34	59	33	7	1
10 XI	293,6	6,2	94,5	82,4	28,2	10,7	2,2	517,8	68	3	29	58	35	6,2	0,8
10 XII	298,8	3,6	94,5	86,1	25,2	7,7	1,6	517,5	70	1	29	55	27	4,5	0,5
10 1 1974	361,1	8,0	119,1	101,1	37,6	12,8	2,4	642,1	69	3	28	58	35	6,3	0,7
19 VIII	180,6	3,1	69,9	55,3	20,1	5,0	1,0	335,0	66	2	32	59	36	4,4	0,6

Т а б л и ц а 3

Ионный состав воды малых притоков озера

Дата	Река	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺	Σ _ц	HCO ₃ ⁻	Cl ⁻	SO ₄ ²⁻	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	K ⁺
		мг/л								экв.-%						
31 VII 1972	Кушта	88.2	3.6	17.9	23.7	6.9	4.2		144.5	75	5	20	62	30	8	
29 VII	Макаровка	431.9	23.1	18.3	96.6	33.1	14.8		617.8	87	8	5	59	34	7	
26 VII	Иткла	87.2	1.7	8.5	19.7	7.3	1.9		126.3	86	3	11	60	36	4	
27 VII	Мал. Ельма	356.8	2.7	46.9	69.1	31.9	15.5		522.9	87	1	12	52	39	9	
27 VII	Пучка	305.2	4.2	8.4	52.9	23.9	17.2		411.8	95	2	3	50	37	13	
27 VII	Водла	301.9	5.7	13.3	62.5	22.0	11.4		416.4	92	3	5	58	34	8	
4 VII 1973	Иткла	82.4	2.1	8.2	20.8	6.2	0.7		120.4	86	4	10	66	32	2	
6 VII	Кой	104.6	3.1	86.6	45.8	15.9	0.3		256.3	47	3	50	63	36	1	
10 VII	Кушта	83.6	4.2	17.8	20.8	9.5	0.8		136.7	74	6	20	42	42	2	
11 VIII 1974	Кой	76.5	2.9	27.3	24.5	11.4	2.8	0.7	146.1	66	4	40	53	41	5	1
20 VIII	Кушта	63.5	3.6	94.5	19.2	9.2	2.5	0.8	193.3	58	3	39	52	42	5	1

натный. Наличие большого количества сульфатов объясняется близким расположением к поверхности коренных пермских отложений, содержащих гипс. Во время обильного летнего дождевого паводка 1974 г. также имела место смена класса воды на гидрокарбонатный. В катионном составе на долю ионов кальция приходится 50-58 экв.-% (19-147 мг/л), магния - 37-46 экв.-% (7-82 мг/л), щелочных металлов - от 1 до 10 экв.-% (2-32 мг/л).

С северного побережья в озеро впадают реки Кушта и Макаровка. Первая имеет общую дельту с р. Кубеной, вторая - с р. Уфтьюгой. Большая часть малых притоков, на долю которых приходится 2% водного стока в озеро, впадает с южного побережья озера: Шуя, Водла, Пучка, Мал. Ельма, Кой, Иткла.

Сравнение состава воды притоков озера в летний период позволяет выделить среди них группу малых рек, отличающихся довольно низкой минерализацией. Эту группу составляют реки Кушта, Иткла, Кой. Минерализация их вод не превышала 120-150 мг/л, тогда как в остальных притоках озера она была значительно выше и колебалась в пределах от 320 до 630 мг/л (табл. 3). Воды всех малых притоков в этот период имеют гидрокарбонатно-кальциевый состав (исключение составила только вода р. Кой в июле 1973 г.). В отличие от главных притоков озера в малых реках содержание сульфатных ионов невелико: доля их в анионном составе равняется в июле 3-20 экв.-% при доле гидрокарбонатных ионов 75-95 экв.-%. Пониженная сульфатность воды малых рек бассейна указывает на незначительное участие в их питании подземных вод глубоких горизонтов, что, по-видимому, связано с меньшим эрозионным врезом русел малых рек.

1.3. Содержание растворенного кислорода, биогенных и органических веществ в воде притоков

В р. Кубену с водосбора поступает большое количество растворенных органических веществ, главным образом гуминового происхождения (табл. 4). Сопоставление величин, характеризующих органическое вещество, растворенное в воде, позволяет сделать вывод о значительном участии в его формировании органических веществ аллохтонного происхождения. Максимальные значения как цветности, так и окисляемости наблюдались во время половодья, а минимальные - в конце зимней и летней межени (март 1972 г. и сентябрь 1973 г.).

Значения рН воды р. Кубены невысоки. Минимальные, равные 7.0-7.3, характерны для периода половодья, так как с водосбора поступают талые воды и в их составе имеются свободные органические кислоты. Летом при увеличении минерализации и снижении

Таблица 4

Окисляемость воды и содержание растворенного кислорода
и биогенных элементов в воде притоков озера

Дата	Температура воды, °С	рН	O ₂		Цветность, град. Pt - Co шкалы	Перманганатная окисляе- мость (П) мг/л	Бихроматная окисляе- мость (Б)	П/Б, %	Si, мг/л	P _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Fe(II)	Fe(III)
			мг/л	% насыщения											
Кубена															
20 III 1972	0.1	7.3	-	-	27	-	26.8	-	-	11.5	-	-	0.40	-	-
29 УП	21.0	7.6	-	-	50	10.6	28.5	37	1.6	2.5	0.07	0	0.05	0.30	0.15
14 УШ	19.0	8.2	8.90	93	47	11.6	33.6	34	0.8	1.0	-	-	-	-	-
22 IX	8.9	8.4	11.40	97	25	6.3	21.8	29	-	8.0	0.07	-	-	-	-
21 У 1973	15.4	7.3	9.30	96	116	20.5	40.9	50	2.3	4.0	0.16	-	0	0.08	0.07
25 У1	18.7	7.8	7.80	81	61	14.8	-	-	0.9	0	0.08	0	-	-	-
2 УП	19.6	8.0	10.00	105	44	14.1	34.2	41	0.9	4.0	0.02	0	0	0.04	0.02
25 УII	18.9	8.0	7.50	78	46	9.6	33.0	29	1.5	0	0.03	0	0	0.06	0.04
25 УIII	19.5	8.0	10.90	122	39	9.1	34.6	26	0.5	0	0.02	0	0	0.08	0.07
13 IX	9.5	8.2	10.20	92	27	5.2	27.1	19	0.9	0	0.08	0	0	0.06	0.02
17 У 1974	6.6	6.9	11.40	96	135	-	42.3	-	2.3	4.5	-	-	0	0.06	0.08
7 У1	17.2	7.1	4.80	49	120	28.2	53.7	52	1.2	0	-	-	0	0.07	0.01
1 УП	23.3	7.2	4.80	54	137	-	-	-	1.5	0	0.12	0	0	-	-
31 УII	20.2	7.7	6.40	68	80	20.7	45.5	45	2.0	0	0.07	-	-	0.02	0.02

Таблица 4 (продолжение)

Дата	Температура воды, °С	рН	O ₂		Цветность, град. Pt-Co шкалы	Перманганатная окисляемость (П) мг/л	Бихроматная окисляемость (Б)	П/Б, %	Si, мг/л	Р _{минь} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₂ ⁻	NO ₃ ⁻	Fe(II)	Fe(III)
			мг/л	% насыщения											
Уфюга															
20 III 1972	0.1	7.4	-	-	21	-	17.8	-	-	10.0	-	-	0.40	-	-
26 УП	21.0	8.0	-	-	47	9.5	27.3	35	5.8	-	0.04	0	0	0.06	0.02
11 УП 1973	21.9	7.6	6.50	70	94	26.6	52.2	51	3.5	8.0	0.05	0	0.07	0.10	0
19 УШ 1974	18.0	7.6	-	-	144	29.1	57.2	51	-	0	0.06	0	0	0.06	0.02
Бол. Ельма															
26 УП 1972	22.0	8.4	10.80	126	52	12.2	35.4	34	2.3	2.0	0.25	0	0.05	0.10	0.05
6 УП 1973	28.5	8.1	9.30	114	47	14.1	40.7	35	4.1	3.0	0.03	0	0	0.04	0.02
11 УШ 1974	28.2	8.2	12.00	123	57	-	-	-	3.7	0	0.06	0	0.20	0.02	0.02
Кушта															
31 УП 1972	24.7	-	9.30	114	112	25.9	67.9	38	1.6	12.0	0.18	0	0	0.45	0
10 УП 1973	20.3	7.8	8.60	92	104	29.7	83.1	36	0.9	7.0	0.11	0	-	0.30	0.10
20 УШ 1974	17.5	7.4	-	-	140	26.5	74.8	35	-	0	-	0	0.38	0.40	0.10
Порозовица															
29 УП 1972	17.7	8.2	8.40	91	59	13.1	35.4	37	1.5	2.0	0.04	0	0	0.08	0.04
Иткла															
26 УП 1972	20.9	7.5	8.30	95	59	15.0	38.5	39	1.2	0	0.05	0	0	0.06	0.06
Пучка															
27 УП 1972	25.0	8.3	17.70	-	80	10.9	38.5	29	3.1	2.0	0.06	0	0	0.37	0.18
Водла															
27 УП 1972	22.5	8.3	12.50	148	42	7.0	22.2	32	2.5	75.0	0.04	0.002	0.03	0.13	0.07
Макаровка															
29 УП 1972	18.0	7.5	-	-	28	3.6	22.2	16	4.5	45.0	0.04	0.004	0.40	0.05	0.02
Кой															
15 УШ 1972	17.8	8.3	9.00	99	59	13.1	35.4	37	1.5	2.0	0.04	0	0	0.08	0.04
6 УП 1973	26.2	7.5	7.10	84	62	14.8	53.8	28	2.0	0	0.03	0	0	0.04	0.02
20 УШ 1974	18.7	7.4	9.60	100	99	-	-	-	0.8	0	0.08	0	0.10	0.02	0.02

содержания органических веществ значение рН повышается в средние по водности годы до 7,7, в маловодные - до 8,0-8,2.

Содержание кислорода в период открытой воды 1972-1973 гг. изменялось в пределах 7,5-11,4 мг/л, что соответствует 78-105% насыщения. В 1974 г. в реку поступило с водосбора большое количество растворенных органических веществ, поэтому режим растворенного кислорода был несколько менее благоприятным: содержание его в воде в июне и июле снизилось до 49-54% насыщения.

Для биогенного состава воды характерны невысокие концентрации большинства их ингредиентов. Содержание минерального фосфора варьирует от аналитического нуля до 11,5 мг/м³; оно минимально в период вегетации водных растений, повышается к осени, достигая зимой максимума. Минеральными соединениями азота воды реки бедны. Единственной формой минерального азота, постоянно присутствующей в воде, был аммонийный азот. Его содержание колеблется от 0,021 до 0,164 мг/л, достигая максимума в половодье. Нитраты в период наблюдений были обнаружены в воде реки только дважды: в марте (0,40 мг/л) и в конце июля 1972 г. (0,05 мг/л). Нитритный азот в воде р. Кубены не обнаружен. Общее содержание железа изменяется от 0,04 до 0,45 мг/л; оно максимально весной и уменьшается к осени.

1.4. О б щ а я м и н е р а л и з а ц и я и и о н н ы й с о с т а в в о д ы о з е р а

Мелководное оз. Кубенское имеет высокую проточность (коэффициент условного водообмена 3,6), поэтому гидрохимическая инерция озера невелика. Минерализация воды озера претерпевает значительные внутригодовые и межгодовые колебания, которые определяются динамикой химического состава притоков озера, сток которых составляет 95% приходной части водного баланса озера. В период наблюдений минерализация воды озера изменялась в широких пределах - от 80 до 438 мг/л. Максимальных значений она достигает в конце зимней межени (309-438 мг/л), а в мае-июне снижается (80-120 мг/л). В летний период минерализация воды повышается до 140-160 мг/л, осенью - до 160-190 мг/л. Колебания ее в это время обусловлены дождевыми паводками. По данным санэпидстанции г. Вологды, минерализация воды озера в средний по водности год составляет 258 мг/л.

Неоднородность минерализации воды притоков и наличие морфологически расчлененных плёсов озера, куда они впадают, создают различие в величинах минерализации по акватории озера. Пространственная их неоднородность по озеру достигает 28-48 мг/л. Повышенная минерализация воды притоков, впадающих в северо-западный плёс, обусловлена тем, что они дренируют близко залегающие к поверхности пермские отложения. Воды рек Порозовицы, Еды и Уфтюги создают участок озера с более минерализованной

Т а б л и ц а 5

Изменение величины минерализации воды (в мг/л)
по продольной оси озера

Дата	Ст. 8	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5
22-23 IX 1972	190.7	179.0	178.7	165.7	168.1	162.5
21 У 1973	168.1	-	162.8	130.9	119.1	120.4
7-19 У I 1974	162.8	167.0	-	158.3	139.0	133.5

водой (табл. 5; станции 1, 2, 8). Юго-восточный плёс озера, принимающий менее минерализованные воды р. Кубены (станции 4 и 5), естественно, обладает более пониженной по сравнению с остальной частью озера минерализацией воды. Иными словами, сток рек Уфтюги, Еды, Ельмы, Порозовицы, несмотря на незначительный объем, оказывает достаточно сильное влияние на химический состав воды озера.

Зимой, подо льдом, в озере сохранялась та же картина пространственной неоднородности минерализации воды: в северо-западном плёсе - 309 мг/л, в юго-восточном - 253 мг/л. Лишь в марте экстремально маловодного 1973 г. при резком повышении минерализации воды в р. Кубене наблюдалась более высокая минерализация воды озера в юго-восточном участке по сравнению с северо-западным.

Ветровое перемешивание в мелководном оз. Кубенском охватывает всю толщу воды до дна и разницы в минерализации воды по вертикали не наблюдается.

По ионному составу во все сезоны года воды озера относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы - ζ_{II}^{Ca} (табл. 6). О характере связи концентрации ионов HCO_3 с минерализацией воды дает представление рис. 3. На долю гидрокарбонатных ионов приходится 60-69 экв.-% суммы анионов, ионы кальция составляют 60-64 экв.-% катионов, сульфатные ионы - 30-37 экв.-% суммы анионов.

Поскольку общая жесткость в среднем равна 2 мг-экв./л, вода расценивается как мягкая. Однако зимой, с повышением минерализации, жесткость ее повышается до 5-6 мг-экв./л.

1.5. Растворенные газы и pH воды озера

Абсолютное содержание кислорода в воде озера в период открытой воды изменяется от 7.9 до 13.8 мг/л на поверхности и

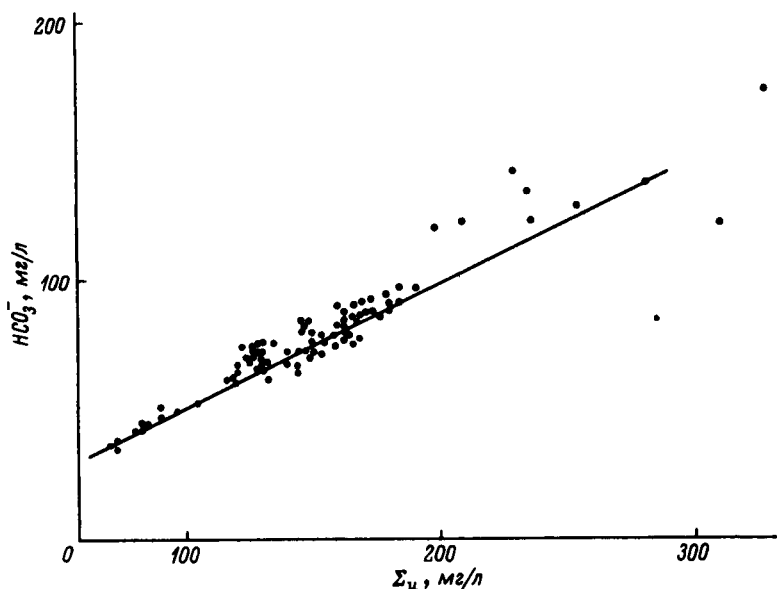


Рис. 3. Связь между концентрацией ионов HCO_3^- и минерализацией воды озера в 1972-1974 гг.

от 6.3 до 13.0 мг/л в придонном горизонте. Значения pH воды варьируют от 6.9 до 8.4. О сезонных изменениях в содержании кислорода по продольному разрезу озера с марта 1972 по март 1973 г. можно судить по данным табл. 7. Минимальные количества кислорода отмечаются зимой, что характерно для мезотрофных озер гумидной зоны, каким и является оз. Кубенское. В марте 1973 г. зарегистрировано очень низкое содержание кислорода - 0.84 мг/л, что составляет всего 6% насыщения. Вероятно, такая низкая концентрация кислорода обусловлена высокой продуктивностью водоема в 1972 г. и маловодной, без дождевых паводков, осенью. Окислительные процессы в толще воды идут достаточно интенсивно подо льдом даже при пониженных температурах (0-0.6°), вызывая этим зимний дефицит кислорода, который может привести к заморному состоянию водоема - массовой гибели рыбы. pH воды в это время самое низкое - 7.1-7.2.

В мае абсолютные величины содержания кислорода повышаются до 11.9 мг/л (106-127% насыщения) в поверхностном слое и 11.5 мг/л в придонном. Эти величины были максимальными для 1972 г. Пересыщение воды кислородом в весенний период объясняется замедленным протеканием процесса эвазии при быстром росте температуры, а также фотосинтетической деятельностью фитопланктона.

Таблица 6

Ионный состав воды на центральной станции озера (поверхность)

Дата	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+	$\Sigma_{\text{ц}}$	HCO_3^-	Cl^-	SO_4^{2-}	Ca^{2+}	Mg^{2+}	Na^+	K^+
	мг/л								экв.-%						
18 III 1972	120,7	5,0	55,1	43,9	17,2	-	-	241,9	61	4	35	61	39	-	-
24 V	48,5	1,5	18,4	14,9	5,6	0,4	-	89,3	65	4	31	61	38	1	-
30 VI	65,1	2,0	24,2	19,2	6,6	3,2	-	120,3	66	3	31	59	33	8	-
12 VII	71,8	2,1	22,7	21,0	7,2	1,7	-	126,5	69	4	27	61	35	4	-
14 VIII	84,2	2,6	26,3	24,2	7,9	3,6	-	148,8	68	4	27	60	33	7	-
23 IX	90,4	2,7	33,6	27,9	7,8	5,7	-	168,1	66	3	31	62	28	10	-
27 III 1973	234,8	6,4	95,9	75,1	26,0	-	-	438,2	64	3	33	64	36	-	-
21 V	60,5	2,2	28,1	21,1	6,9	0,3	-	119,2	61	3	36	64	35	1	-
25 VII	80,3	2,5	38,8	27,1	8,3	3,9	-	160,9	60	3	37	62	31	7	-
12 IX	91,4	3,4	42,3	29,9	10,7	1,5	-	180,2	61	3	36	60	36	4	-
17 V 1974	49,8	1,3	17,5	15,9	4,0	0,8	0,8	90,2	67	3	30	67	28	3	2
19 VI	69,1	2,5	31,9	25,2	7,4	2,1	0,8	139,0	61	4	35	63	31	5	1
19 VII	73,4	2,7	32,3	26,8	7,2	2,8	1,0	146,2	62	4	34	64	29	6	1
26 VIII	61,0	2,9	36,7	24,1	8,0	3,7	1,1	137,5	61	4	35	60	32	7	1

Т а б л и ц а 7

Содержание растворенного кислорода
по продольному разрезу озера

Дата	№ станций	Глубина, м	Гори-зонт	Темпе-ратура воды, °С	рН	O ₂	
						мг/л	% на-сыще-ния
18 III 1972	1	1,25	Пов.	0	7.2	3.51	25
	9	1.60	"	0.6	7.1	4.54	33
	5	1.90	"	0.2	7.1	3.48	25
24 У	1	4.1	"	18.7	8.4	11.48	127
	2	5.0	"	15.0	8.3	11.93	122
	4	4.8	Дно	13.0	8.3	11.47	113
30 У I	4	4.8	Пов.	17.2	7.6	10.68	114
			Дно	15.0	7.6	11.22	115
	5	4.1	Пов.	14.2	7.6	10.51	106
	4	4.5	"	23.0	7.4	9.27	111
			Дно	23.5	7.4	9.05	190
5 VII	1	3.9	Пов.	24.5	7.6	10.0	122
			Дно	23.5	7.4	8.21	99
2	2	4.6	Пов.	25.0	7.6	10.11	125
			Дно	24.0	7.4	7.50	91
	3	4.4	Пов.	24.7	8.0	10.33	127
9 VII			Дно	24.2	7.4	8.42	102
	5	4.0	Пов.	25.6	7.6	7.87	98
12 VII			Дно	25.0	7.6	6.79	84
	4	4.5	Пов.	26.5	7.7	8.13	103
14 VIII			Дно	27.0	7.5	6.30	80
	1	2.8	Пов.	19.7	8.1	8.79	99
	2	3.7	"	19.5	8.35	8.84	92
22-23 IX	3	3.2	"	19.4	8.2	8.0	91
	4	3.5	"	19.5	8.4	8.76	98
	5	2.8	"	18.9	8.4	9.44	104
	1	2.0	"	8.2	7.9	10.74	96
	2	2.3	"	8.0	8.0	10.96	96
27 III 1973	3	2.4	"	8.2	7.75	10.60	93
	4	2.6	"	8.3	7.65	10.89	95
	5	1.9	"	8.2	8.3	11.72	103
	1	1.2	"	0.1	7.0	2.70	19
	2	1.8	"	0.5	6.9	0.84	6
	5	0.8	"	0.4	7.3	2.75	20

Т а б л и ц а 8

Равновесная и фактическая концентрации CO_2
в воде озера (1972 г.)

Дата	№ станции	Горизонт, м	Температура воды, °С	HCO_3^-	Ca^{2+}	Концентрация CO_2 , мг/л		рН
				мг-экв.		равновесная	фактическая	
24 У	4	0.5	17.2	0.795	0.744	1.43	0.80	7.6
30 У I	4	0.5	23.0	1.067	0.956	4.27	1.32	7.4
5 У II	3	0.5	24.7	1.123	1.045	5.19	0.04	8.0
	3	3.9	24.2	1.168	1.080	5.82	1.84	7.4
9 У II	5	0.5	25.6	1.168	1.005	5.31	2.20	7.6
	5	3.5	25.0	1.168	1.025	5.51	4.20	7.6
22 IX	1	0.5	8.2	1.430	1.290	5.39	1.24	7.9
23 IX	3	0.5	8.2	1.470	1.310	7.21	1.76	7.8
23 IX	4	0.5	8.3	1.480	1.390	8.58	1.12	7.7

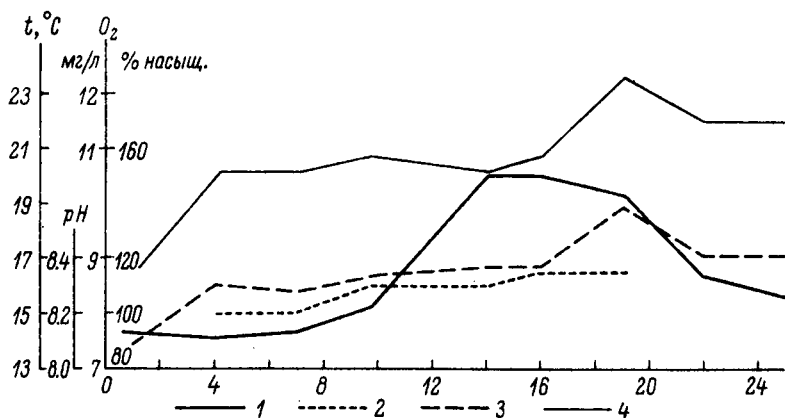


Рис. 4. Суточный ход потребления кислорода в озере на глубине 0.2 м 2 августа 1973 г.

1 - температура воды; 2 - pH; 3-4 - O₂ (3 - в % насыщения, 4 - в мг/л).

Летом абсолютное содержание кислорода в воде озера меньше, чем в мае, но его относительное содержание, особенно в поверхностном горизонте, остается таким же высоким, а в большинстве случаев достигает пересыщения до 103-122%, в основном за счет фотосинтеза. В августе абсолютное содержание кислорода в озере составляет 8-9 мг/л, pH воды достигает максимума - 8.4 - за счет идущего процесса фотосинтеза.

Вертикальная стратификация в распределении растворенного кислорода наблюдается летом, но имеет неустойчивый характер. Концентрация кислорода в поверхностном слое воды летом составляет 8-10 мг/л, в придонном горизонте - 6-9 мг/л. Обогащение кислородом поверхностного слоя воды происходит за счет фотосинтетической деятельности фитопланктона и высшей водной растительности, а также инвазии. В придонном слое, где более активно идут процессы окисления, относительное содержание его уменьшается до 80-90% насыщения, в то время как в поверхностном слое оно, как правило, выше 100%.

Данные суточного хода потребления кислорода на озере 2-3 августа 1973 г. показали, что амплитуда колебания кислорода в штилевых условиях достигает 3 мг/л в сутки с максимумом после полудня и минимумом к часу ночи (рис. 4). pH воды озера возрастает с 7 часов утра. Межгодовые изменения в содержании растворенного кислорода за три года наблюдений представлены на рис. 5. Сравнение высокопродуктивного 1972 г. и малопродуктивного 1974 г. показывает, что содержание кислорода в 1974 г. в основном следует обратному ходу температуры, в то время как

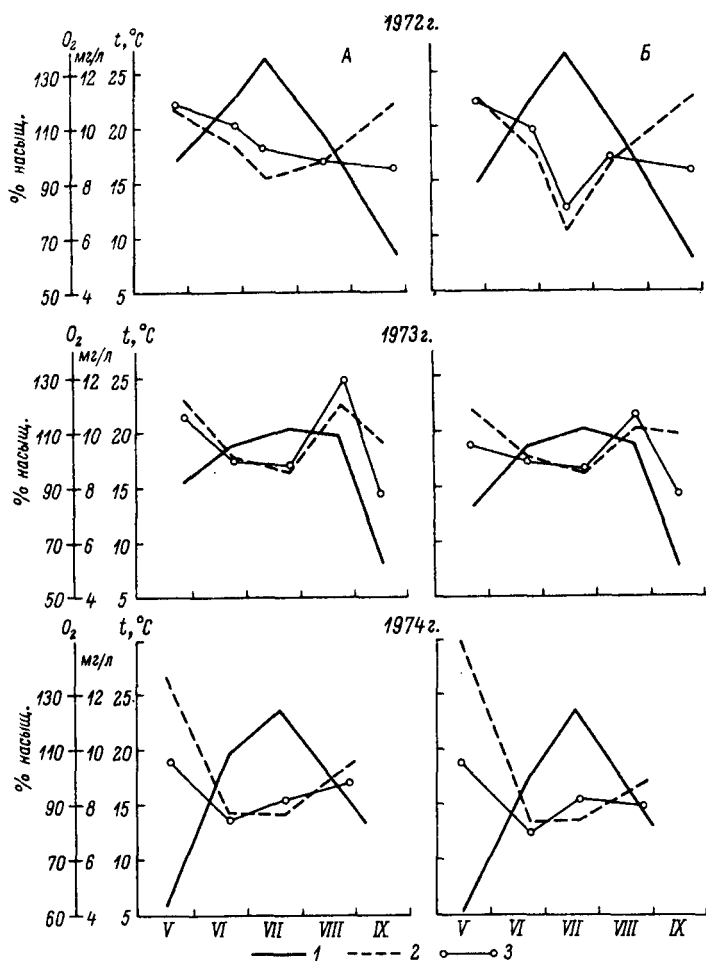


Рис. 5. Сезонные изменения в содержании растворенного кислорода в поверхностном (А) и придонном (Б) горизонтах центральной станции озера (ст. 4).

1 - температура воды; 2-3 - O_2 (2 - в мг/л, 3 - в % насыщения)

в 1972 г. интенсивный фотосинтез способствовал пересыщению воды кислородом на протяжении почти всего вегетативного периода.

Содержание растворенной двуокиси углерода определялось в озере летом и осенью 1972 г. За период наблюдений концентрация ее колебалась от 0,04 до 4,2 мг/л. В поверхностных слоях содержание двуокиси углерода не превышает 2,2 мг/л и, увеличиваясь с глубиной, в придонных слоях может достигать 4,2 мг/л.

Об устойчивости карбонатного равновесия в озере можно судить по результатам расчета равновесной концентрации CO_2 , отвечающей содержанию в воде ионов HCO_3^- и Ca^{2+} (Алекин и Моричева, 1962). Данные табл. 8 указывают на то, что фактическая концентрация CO_2 значительно ниже концентрации CO_2 , находящейся в равновесии с растворенными гидрокарбонатами.

1.6. Органическое вещество в воде озера

Воды оз. Кубенского богаты растворенным аллохтонным органическим веществом. О количестве органического вещества можно судить косвенно по бихроматной и перманганатной окисляемости, цветности воды и величине БПК. Летом 1974 г. в воде озера персульфатно-ампульным методом был определен органический углерод, который дает возможность точнее характеризовать количество органического вещества в воде. Основным источником автохтонного органического вещества в озере является фитопланктон, дающий 72% первичной продукции, на долю макрофитов приходится 18% первичного органического вещества, на долю перифитона - 10% (см. гл. 4, наст. изд.). После отмирания водных организмов часть продуктов распада переходит в воду, а часть - в донные отложения.

Общее содержание растворенных органических веществ в озере наблюдавшееся в период наших исследований, характеризуется следующими величинами: бихроматная окисляемость изменяется от 33.1 до 71.6 мг О/л, перманганатная - от 6.4 до 35.4 мг О/л, содержание органического углерода - от 6.0 до 19.2 мг/л. Цветность воды озера колебалась в довольно широких пределах - от 27 до 186°, значение БПК₅ - в пределах 0.82-2.80 мг O_2 /л. Максимальные значения цветности и окисляемости (бихроматной и перманганатной) наблюдались в мае, в период весеннего половодья (табл. 9). На центральной ст. 4 цветность достигала 127° в поверхностном горизонте, перманганатная окисляемость - 28.3 мг/л, бихроматная - 44.6 мг О/л. При этом первая составляет 40-63% от второй, что указывает на преобладание аллохтонного органического вещества в период весеннего половодья. Приустьевые участки озера характеризуются еще более высокими значениями цветности воды, а также окисляемости, по сравнению с центром озера. Поэтому цветность может считаться своеобразным индикатором распространения речных вод в озере. Различия в цветности достигает значительных величин. Так, например, 25 июня 1973 г. цветность воды на ст. 7 в устье р. Уфтюги равнялась 95°, в то время как в центральной части озера, на ст. 3, она была равна 49° (рис. 6). В летний период содержание растворенного органического вещества уменьшается по сравнению с маем, отношение перманганатной окисляемости к бихроматной уменьшается до 36%, а значение цветности воды понижается до 50-60°. В под-

Т а б л и ц а 9

Сезонный ход цветности и окисляемости воды
в центральной части озера в период открытой воды

Дата	Горизонт	Цветность, град. Pt=Co шкалы	Перманганатная	Бихроматная	П/Б, %
			окисляемость (П)	окисляемость (Б)	
			мг О/л		
24 V 1972	Пов.	92	-	52.6	-
	Дно	86	-	51.4	-
30 VI	Пов.	80	12.4	50.9	24
	Дно	78	12.4	56.3	22
14 VII	Пов.	64	12.8	35.4	36
22 IX	"	38	11.4	35.1	32
21 V 1973	"	84	14.7	37.4	39
	Дно	82	13.5	-	-
25 VI	Пов.	61	14.3	-	-
25 VII	"	50	11.8	33.0	36
	Дно	57	11.4	-	-
25 VIII	Пов.	39	13.8	40.3	34
	Дно	41	12.9	38.4	34
13 IX	Пов.	48	10.1	46.9	22
	Дно	48	20.3	83.7	24
17 V 1974	Пов.	127	28.3	44.6	63
	Дно	99	17.9	38.0	47
19 VI	Пов.	68	16.2	27.6	58
19 VII	"	80	19.5	38.1	51
26 VIII	"	60	19.2	32.5	59
	Дно	60	18.2	29.3	62

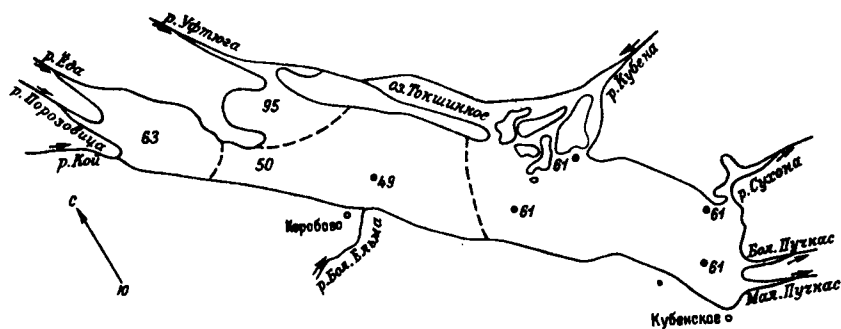


Рис. 6. Распределение цветности (в град. Pt-Co шкалы) в поверхностном слое воды озера 25 июня 1973 г.

Т а б л и ц а 10

Цветность и окисляемость поверхностного слоя воды озера в подледный период

Дата	Станция	Цветность, град. Pt-Co шкалы	Окисляемость, мг O ₂ /л		БПК ₅ , мг O ₂ /л
			перманганатная	бихроматная	
18 III 1972	1	37	-	32.6	-
	4	68	-	52.8	1.32
	5	73	-	56.5	2.51
27 III 1973	1	37	14.0	36.6	0.97
	2	37	13.0	33.1	1.28
	5	27	6.4	-	1.05

ледный период маловодных лет органическое вещество может достигать минимальных величин в году (табл. 10). В маловодном 1972 г. цветность воды в озере изменялась от 37 до 73°, бихроматная окисляемость - от 32.6 до 56.5 мг O₂/л, а в экстремально маловодном 1973 г., при отсутствии поверхностного стока и беспаводочной осени, величины органического вещества в озере значительно уменьшились. Так, цветность воды озера в подледный период в 1973 г. изменялась от 27 до 37°, а бихроматная окисляемость не превышала 36.6 мг O₂/л, значения БПК₅ варьи-

Т а б л и ц а 11

Цветность, окисляемость и содержание органического углерода в поверхностном слое озера в 1974 г.

Станция	C _{орг.} мг/л	Цветность, град. Pt = C _о шкалы	Окисляемость, мг O ₂ /л		Бихр./C _{орг.}
			перманганатная	бихроматная	
19 июля					
1	7.88	76	15.1	38.1	4.84
2п	10.78	90	22.8	47.7	4.72
3	6.00	76	15.5	38.1	6.34
4	12.96	80	19.6	38.1	2.94
7	15.12	94	15.6	38.1	2.52
4в	14.88	85	22.9	42.9	2.88
26 августа					
1	11.76	56	16.3	35.8	3.04
2п	14.56	93	18.0	47.2	3.24
4	10.56	60	19.2	32.5	3.08
7	9.68	60	18.9	30.9	3.19
4в	19.20	104	20.7	45.5	2.37
Среднее	12.16				3.53

ровали от 0,97 до 1,28 мг O₂/л. Таким образом, зависимость содержания органического вещества от водности года проявляется уже в подледный период. Поскольку в маловодные годы показатели цветности и окисляемости значительно понижены, уже к осени ведущую роль приобретает слабо окрашенное органическое вещество автохтонного происхождения. В год, приближающийся к средним по водности, каким был 1974, к тому же с высоким весенним паводком, принесшим с водосбора большое количество органического вещества, эта роль перешла к органическому веществу аллохтонного происхождения. Его влияние ощущается весь сезон, от мая до осени, и проявляется в увеличении цветности воды и доли перманганатной окисляемости от бихроматной.

Среднее содержание C_{орг.} по озеру - 12,16 мг/л (табл. 11). Используя коэффициент отношения бихроматной окисляемости к органическому углероду, вычисленный нами (3,53), можно рассчитать

содержание органического вещества в озере за летний период. В многоводные годы в озере преобладает органическое вещество аллохтонного происхождения. Его приносят реки с водосбора, в воде которых преобладают гуминовые и фульвокислоты. Большого накопления органического вещества в озере не происходит вследствие высокой проточности последнего, а также превышения деструкционных процессов над образованием органического вещества в процессе фотосинтеза (см. далее гл. 4, наст. изд.).

По классификации С.В. Герда (1961) и И.В. Баранова (1962) гумификация озера значительна и его можно отнести к группе мезогумозных озер.

1.7. Режим биогенных веществ

Ф о с ф а т ы. Сезонные колебания общего фосфата в воде озера незначительны: в течение вегетационного периода содержание его в поверхностном горизонте колеблется от 31 до 59 мг/м³, а в придонном может достигать значительной величины — до 190 мг/м³ (табл. 12). Изменение концентрации фосфатов на протяжении года определяется соотношением величин поступления его в озеро с речным притоком, регенерацией из отмерших организмов и величин расхода на ассимиляцию планктоном и стоком из озера, а также обменом между водой и донными отложениями. В период наших наблюдений содержание фосфора фосфатов колебалось от аналитического нуля до 11 мг/м³.

Максимальная концентрация, наблюдаемая в марте, является результатом накопления фосфатов в озере зимой за счет минерализации органического вещества. Весной, при интенсивном развитии фитопланктона и потреблении им фосфатов, содержание минерального фосфора значительно снижается. Так, в мае 1972 и 1974 г. концентрация минерального фосфора колебалась от 2,5 до 5 мг/м³. При интенсивном развитии водорослей минеральный фосфор потребляется и уже в течение июня-июля аналитически не обнаруживается. В августе начинается обогащение озерной воды фосфатами до 1-3 мг/м³, а к сентябрю концентрация их достигала 5-6 мг/м³, что можно объяснить ослаблением жизнедеятельности водных растений и связанное с этим превышение процесса регенерации над потреблением (табл. 13, 14, 15). Межгодовые изменения концентрации фосфатов определяются в значительной мере водным режимом озера.

В маловодные годы поступление фосфатов с водосбора уменьшается, что отражается на его содержании в озере. Так, в экстремально маловодном 1973 г. содержание фосфатов в поверхностном слое снизилось до аналитического нуля уже в мае (кроме ст. 3 и 4в) и сохранялось на этом уровне весь вегетационный период, включая август и даже сентябрь. Лишь на приустьевой станции

Т а б л и ц а 12

Содержание общего фосфора (в мг Р /м³)
в воде озера в 1974 г.

Дата	Станция	Горизонт	Общий фосфор
17 У	4	0.5	52
19 УІ	4	0.5	43
	3	0.5	43
		4.0	190
	1	0.5	31
	4в	0.5	38
	2п	0.5	52
19 УІІ	4в	0.5	47
	3	0.5	59
	2п	0.5	52
	7	0.5	52
10 ІХ	4в	0.5	38
		3.5	36

Т а б л и ц а 13

Содержание минерального фосфора и азота в воде
озера в 1972 г.

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N /л	
18 ІІІ	1	0.5	8.4	-	0.40
	9	0.5	6.4	-	0.10
	5	0.5	11.0	-	0.25
24 У	1	0.5	1.2	-	0.03
	2	0.5	2.9	-	0
		4.5	1.5	-	0
	4	0.5	2.1	-	0
		4.3	2.5	-	0
	5	0.5	2.5	-	0
30 УІ	7	0.5	2.5	-	0
	4	0.5	-	-	0
		4.0	-	-	0 ⁺
5 УІІ	1	0.5	-	0.04	0
		3.4	-	0.03	0

Т а б л и ц а 13 (продолжение)

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N/л	
5 VII	2	0.5	-	0.04	0
		4.1	-	0.05	0
	3	0.5	-	0.04	0
		3.9	-	0.04	0
12 VII	4	0.5	-	-	0
		4.0	-	-	0
9 VII	5	0.5	-	0.02	0
		3.5	-	0.02	0
11 VII	6	0.5	-	0.03	0
5 VII	7	0.5	-	-	0
		4.0	-	-	0
9 VII	8	0.5	-	0.03	0
		2.4	-	0.03	0
14 VIII	1	0.5	1.6	0.04	0
	2	0.5	3.0	0.04	0
		3.2	2.7	0.04	0
	3	0.5	3.2	0.04	0
	4	0.5	1.0	0.04	0
	5	0.5	1.0	0.04	0
	7	0.5	3.0	0.04	0
22 IX	1	0.5	6.0	0.07	0
	2	0.5	6.0	0.10	0
	3	0.5	6.0	0.09	0
	4	0.5	5.0	0.03	0
	5	0.5	5.0	0.10	0
	7	0.5	6.0	0.10	0

Т а б л и ц а 14

Содержание минерального фосфора и азота
в воде озера в 1974 г.

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N/л	
17 V	3	0.5	5	-	-
	4	0.5	5	-	0.10
		4.3	5	-	0.15

Т а б л и ц а 14 (продолжение)

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N/л	
17 У	5	0.5	5	-	0.06
	4в	0.5	5	-	0
7 VI	4	0.5	4	-	0
		3.8	5	-	0
19 VI	1	0.5	0	0.04	0
	2п	0.5	0	-	0
	3	0.5	0	0.06	0
		4.0	0	0.05	0.01
	4	0.5	0	-	0
	7	0.5	0	0.04	0
19 VII		3.9	0	0.04	0
	1	0.5	0	0.08	0.01
	2п	0.5	0	0.09	0
	3	0.5	0	0.06	0
	4	0.5	0	0.08	0.01
	4в	0.5	0	0.08	0
	7	0.5	0	0.08	0
26 VIII	2	0.5	0	0.09	0
		2.0	0	0.08	0.01
	2п	0.5	2	0.13	0.01
	3	0.5	0	0.07	0.01
		2.5	0	0.06	0
	4	0.5	2	0.09	0
		2.5	2	0.08	0
	4в	0.5	0	0.08	0
		1.1	0	0.09	0
	7	0.5	0	0.07	0
	10 IX	4в	0.5	0	0.15
		3.5	0	0.15	0.02
24 VII	1	0.5	0	0.05	0
	2п	0.5	0	0.09	0
25 VII	2	0.5	0	0.05	0
		2.9	0	0.05	0
	3	0.5	0	0.06	0
		2.5	0	0.05	-
	4	0.5	0	0.06	0
		2.9	0	0.06	-
	5	0.5	0	0.05	-
	2с	0.5	0	0.05	0
	7	0.5	0	0.05	0
25 VIII	1	0.5	0	0.03	-
	2	0.5	0	0.03	-

Т а б л и ц а 14 (продолжение)

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N / л	
25 VIII	3	0.5	0	0.02	-
	4	0.5	0	0.03	-
		2.3	0	0.03	-
	5	0.5	0	0.03	-
	7	0.5	0	0.03	-
	2п	0.5	0	0.04	-
	4в	0.5	0	0.02	-
12 IX	1	0.5	0	0.02	-
		1.6	0	-	-
	2п	0.5	0	0.03	0
	2	0.5	0	0.03	0
	3	0.5	0	0.03	0
		2.1	0	0.03	-
	4	0.5	0	0.08	0.05
		2.3	0	0.17	0
13 IX	2с	0.5	0	0.05	0
		3.0	0	0.05	-
	7	0.5	0	0.03	0
	4в	0.5	0	0.08	0

Т а б л и ц а 15

Содержание минерального фосфора и азота
в воде озера в 1973 г.

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N / л	
27 III	1	0.5	5.5	0.19	0.18
	2	0.5	1.8	0.19	0.12
	5	0.5	8.5	0.15	0.30
21 V	1	0.5	2.5	0.23	0
		3.0	0	0.17	0.02
	2	0.5	0	0.16	0.10
		4.2	0	0.16	0.08
	3	0.5	4.0	0.16	0
		3.7	0	0.16	0.05

Т а б л и ц а 15 (продолжение)

Дата	Станция	Горизонт, м	Р _{мин.} , мг/м ³	NH ₄ ⁺	NO ₃ ⁻
				мг N/л	
21 У	4	0.5	0	0.18	0.02
		4.0	0	0.14	0.02
	5	0.5	0	0.14	0.01
		3.0	0	0.15	0
	4в	0.5	4.0	0.16	0
		2.2	4.0	0.21	0
	7	0.5	0	0.14	0.03
1.5		0	0.14	0.05	
25 VI	1	0.5	0	0.10	-
	2п	0.5	0	0.22	-
		0.5	0	0.09	-
	3	0.5	0	0.09	-
	4	0.5	0	0.09	-
	5	0.5	0	0.10	-
	7	0.5	5.0	0.18	-
	2с	0.5	0	0.09	-

(рис. 1, ст. 2п) в сентябре был обнаружен минеральный фосфор в количестве 5 мг/м³.

Из минеральных форм фосфора в озере преобладает органический. Даже в период максимального развития фитопланктона, когда минеральный фосфор аналитически не обнаруживается, в воде озера присутствует органический фосфор, что указывает на превышение скорости потребления фосфора над скоростью регенерации.

В оз. Кубенском в поверхностном слое воды ежегодно наблюдался летний минимум фосфатов, срок наступления которого зависит от водности года и гидрометеорологических его особенностей.

М и н е р а л ь н ы й а з о т. В воде оз. Кубенского были определены все три формы минерального азота: аммиачная, нитритная, нитратная. Преобладающими являются аммиачные соединения азота, которые присутствовали в воде озера в течение всего периода наблюдений в количестве от 0.02 до 0.23 мг N/л. Концентрация нитратов колебалась от аналитического нуля до 0.40 мг N/л. Нитриты в воде озера практически отсутствуют. Они были обнаружены в воде озера лишь 12 сентября 1973 г. на ст. 4. Максимальное содержание аммиачного азота (0.13-0.23 мг N/л) наблюдается во время паводка за счет поступления его с водосбора и благодаря минерализации аллохтонного органического вещества.

Таблица 16

Содержание железа (в мг Fe /л) по продольному разрезу озера в период открытой воды

Дата	Ст. 1				Ст. 2			
	поверхн.		придонная		поверхн.		придонная	
	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)
1972								
5-12 VII	0,08	0,07	-	-	0,09	0,07	-	-
14 VIII	0,12	0,03	-	-	0,10	0,02	0,12	0,03
22 IX	0,20	0,05	-	-	0,12	0,13	-	-
1973								
21 V	0,15	0,05	0,10	0,05	0,06	0,02	0,20	0,05
24 VII	0,10	0,05	-	-	0,08	0,02	0,10	0,02
25 VIII	0,08	0,02	-	-	0,06	0,02	-	-
12-13 IX	0,10	0,05	-	-	0,08	0,02	-	-
1974								
1 V	-	-	-	-	-	-	-	-
10 VI	0,06	0,02	-	-	-	-	-	-
29 VII	0,06	0,02	-	-	-	-	-	-
26 VIII	0,04	0,02	0,04	0,02	-	-	-	-

Дата	Ст. 3				Ст. 4				Ст. 5			
	поверхн.		придонная		поверхн.		придонная		поверхн.		придонная	
	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)
1972												
5-12 VII	-	-	0,08	0,07	0,06	0,02	0,07	0	0,05	0,03	-	-
14 VIII	0,10	0,02	-	-	0,06	0,04	-	-	0,12	0,05	-	-
22 IX	0,20	0,17	-	-	0,17	0,13	-	-	-	-	-	-

1973	0.08	0.07	0.08	0.07	0.09	0.03	0.08	0.04	0.06
21 V	0.10	0.02	0.10	0.05	0.05	0.02	0.08	0.02	-
24 VII	0.08	0.04	-	0.05	0.08	0.02	0.08	0.02	-
25 VIII	0.13	0.02	0.25	0.05	0.10	0.05	0.06	0.02	-
12-13 IX	-	-	-	0.05	0.10	0.05	-	-	-
1974	-	-	-	0.02	0.07	0.01	0.04	0.04	-
17 V	0.04	0.02	0.05	0.02	-	-	0.04	-	-
19 VI	0.03	0.01	-	0.02	-	-	-	-	-
29 VII	0.04	0.02	0.02	0.02	0.04	0.02	-	-	-
26 VIII	-	-	-	0.02	-	0.02	-	-	-

В вегетационный период концентрация ионов аммония изменяется в зависимости от соотношения процессов аммонификации и нитрификации. В июне воды приустьевых участков озера более богаты ионами NH_4^+ , чем центральные. Содержание аммонийного азота здесь сохранялось на майском уровне, в то время как на центральной станции снизилось до 0.09 мг N/л (табл. 13, 14, 15). В дальнейшем с развитием фитопланктона и увеличением потребления содержания аммонийного азота уменьшалось до 0.02-0.03 мг N/л при равномерном распределении ионов аммония по акватории. Осенью с прекращением жизнедеятельности фитопланктона в хорошо аэрируемой воде создаются благоприятные условия для минерализации органического вещества: содержание аммонийного азота увеличивается от 0.05 до 0.17 мг N/л.

Анализ межгодовых особенностей в содержании аммонийного азота позволил сделать вывод о том, что в маловодные годы, например в 1973 г., его величины понижены и даже в сентябре не превышают 0.03-0.08 мг N/л, а в год, приближающийся к среднему по водности, каким был 1974, в сентябре концентрация аммиачного азота почти в 2 раза выше - 0.15 мг N/л.

Концентрация нитратного азота в воде озера зависит главным образом от соотношения двух процессов: нитрификационного и ассимиляционного. Зимой, в подледный период, содержание нитрат-ионов максимально - 0.10-0.40 мг N/л. В мае оно уменьшается до 0.02-0.10 мг N/л вследствие потребления их водорослями. В наиболее продуктивном 1972 г., например, уже в конце мая обнаружены лишь следы нитратов. В летний период концентрация нитратов резко снижается до аналитического нуля вследствие потребления бурно развивающимися летними формами планктона. Дефицит нитратов может сохраняться в течение сентября, как это наблюдалось в маловодные 1972 и 1973 гг., а в 1974 г. в сентябре были обнаружены нитраты в количестве 0.02 мг N/л.

Когда концентрация нитратного азота равна нулю, аммиачный азот присутствует в воде озера в течение всего лета, хотя и в небольших количествах – до сотых долей мг N/л. Таким образом, снижение концентрации нитратов до нуля говорит не о полном их исчезновении, а лишь об отставании скорости нитрификации от скорости ассимиляции нитратов.

Растворенный кремний. Доминирующее положение диатомовых водорослей (они составляют 90% биомассы фитопланктона озера) определяет особое значение кремния как биогенного компонента химического состава воды. Содержание растворенного кремния в воде озера колеблется в широких пределах – от 0,3 до 4,8 мг/л. Сезонная динамика кремния, так же как фосфатов и соединений азота, характеризуется повышением его содержания зимой и снижением в вегетационный период. Минимум содержания растворенного кремния – до 0,3 мг/л – наблюдается летом, так как поступление его с речным стоком очень мало, а потребление продолжается, хотя и с меньшей интенсивностью. В отдельные годы, например в 1974, в конце августа наблюдается второй минимум в содержании кремния – 0,6–1,1 мг/л, обусловленный осенней вспышкой развития диатомовых.

Железо. Железо поступает в воду озера с речными водами в основном в виде органо-минеральных соединений. Нами были определены минеральные формы железа – двух- и трехвалентное. В годы наблюдений в воде озера содержалось от 0,04 до 0,45 мг/л минерального железа. Концентрация двухвалентного железа изменялась от 0,02 до 0,25 мг/л, а трехвалентного – от 0 до 0,29 мг/л (табл. 16); макоимальные концентрации железа отмечались зимой, в подледный период. Но поскольку содержание его в озере находится в тесной зависимости от водности года, то, например, в экстремально маловодном 1973 г. зимой оно было значительно ниже – 0,09–0,20 мг/л (табл. 17). Минимальное содержание минерального железа приходится на лето. Сезонный ход изменений в содержании железа выражен неотчетливо.

Итак, оз. Кубенское представляет собой мезотрофный водоем зоны избыточного увлажнения. Ионный состав воды озера формируется на водосборе, сравнительно большом по отношению к площади озера, поэтому первостепенную роль, кроме климатических особенностей бассейна, играет литологический состав пород на водосборе.

Близко залегающие коренные породы пермских отложений способствуют увеличению минерализации воды притоков озера по сравнению с водами других рек Севера, как правило, мало минерализованных. Эта особенность отражается и на повышенном содержании в воде притоков озера сульфатных ионов, часто доминирующих в реках в период зимней межени.

Распространение речных вод в озере обуславливает пространственную неоднородность в ионном составе воды озера. Район повышенной минерализации воды расположен в северо-западной

Т а б л и ц а 17

Содержание железа (в мг Fe/л) в поверхностном слое воды озера в период ледостава

Дата	Ст. 1			Ст. 2		
	Fe(II)+Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)+Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)
1972 18 III	0.40	0.25	0.15	-	-	-
1973 27 III	0.09	0.06	0.03	0.20	0.17	0.03

Дата	Ст. 4			Ст. 5		
	Fe(II)+Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)	Fe(II)+Fe(III)	Fe(II)	Fe(III)
1972 18 III	0.45	0.25	0.20	-	-	-
1973 27 III	-	-	-	0.15	0.10	0.05

части озера, где в него впадают притоки с повышенной минерализацией воды. На водосборной площади этих рек мощность четвертичных отложений мала и коренные пермские отложения выходят на поверхность.

Воды озера гидрокарбонатно-кальциевые.

Благодаря высокой проточности (коэффициент условного водообмена 3.6) гидрохимическая инерция озера невелика.

Содержание растворенного кислорода в озере в безледный период близко к состоянию насыщения. Кислородная стратификация наблюдается кратковременно, при штиле. Влияние фотосинтеза прослеживается особенно ярко при сопоставлении кислородного режима озера в высокопродуктивный 1972 г. и малопродуктивный 1974. В то время как в 1972 г. наблюдалось пересыщение кислородом воды озера до 127% за счет фотосинтеза, в 1974 г. первостепенную роль играли гидродинамические процессы.

Особенностью оз. Кубенского является зимний дефицит кислорода во всей водной толще. Так, в марте 1973 г. в поверхностном слое воды содержание кислорода составляло 0.84 мг/л, или 6% насыщения. Острая нехватка кислорода может привести к заморному состоянию водоема.

Снижение концентрации фосфатов и нитратов до аналитического нуля в вегетационный период позволяет сделать вывод о том, что эти элементы являются лимитирующими в развитии фитопланктона.

Л и т е р а т у р а

- А л е к и н О.А. Основы гидрохимии. Л., 1970. 443 с.
- А л е к и н О.А., М о р и ч е в а Н.П. Расчет характеристики карбонатного равновесия. - В кн.: Современные методы анализа природных вод. М., 1962, с. 158-171.
- А л е к и н О.А., С е м е н о в А.Д., С к о п и н ц е в Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973. 268 с.
- Б а р а н о в И.В. Лимнологические типы озер СССР. Л., 1962. 276 с.
- Г е р д С.В. Влияние болотных вод на фауну и флору озер. - Учен. зап. Карельского пед. ин-та, 1961, т. 11, вып. 2, биол. науки, с. 58-76.
- С о л о в ь е в а Н.Ф. Колориметрическое определение сульфатов в маломинерализованных природных водах. - Гидрохим. материалы, 1966, т. 11, с. 36-42.
- Ф и л е н к о Р.А. Характеристика ионного стока поверхностных вод Вологодской области. - Вестн. ЛГУ, 1964, № 12, вып. 2, с. 116-128.

ДОННЫЕ ОТЛОЖЕНИЯ ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Работы, в которых впервые упоминается о донных отложениях оз. Кубенского, относятся к середине прошлого столетия (Данилевский, 1862; Арсеньев, 1863) и написаны в связи с исследованием Лача-Кубенского водного пути. При рыбохозяйственных исследованиях озера экспедицией Всесоюзного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства Т.С. Титенковым (1955) проводилась батиметрическая съемка озера, во время которой на основании визуальных наблюдений составлена довольно подробная карта донных отложений. Им же получены данные по содержанию органического вещества в осадках. В работе М.М. Алферовской (1967), касающейся донных отложений Белого озера, приводятся сведения по содержанию различных форм фосфора и в осадках Кубенского озера.

Исследование условий осадкообразования нами проводилось в 1972-1973 гг., во время которых было отобрано 120 проб донных отложений (рис. 7), при этом на гранулометрический и химический анализы - дночерпателем Экмана, а для визуальной характеристики - лотом. Для стратиграфической характеристики осадков брались грунтовые колонки стратометром Перфильева ударного типа. На отдельных участках озера производилась зондировка отложений поршневым буром с отбором проб для анализов.

Гранулометрический анализ проб при естественной влажности выполнен в Институте озероведения под руководством инженера А.Д. Свирко. Тонкозернистые осадки определялись пипеточным методом с разделением фракций до $< 0,001$ мм, пески - ситовым, а также комбинированным методом. Полученные данные 76 проб легли в основу характеристики осадков озера и послужили для вычисления среднего диаметра частиц (M_d) и коэффициента сортировки (S_0). Во всех образцах определена естественная влажность путем просушки образцов до постоянного веса при температуре 105° , а также потеря при прокаливании.

Углерод определялся по методу Тюрина. Результаты анализов выражены в органическом углероде и гумусе. Азот определялся по Кьельдалю.

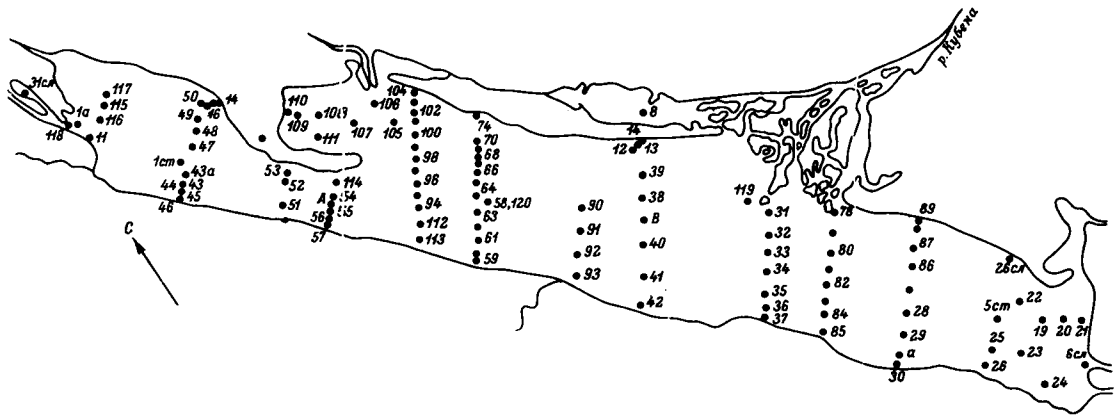


Рис. 7. Расположение станций взятия образцов донных отложений в озере.

Для химической характеристики осадков определялись легко-подвижный фосфор (по Кирсанову) и аутигенный кремний (по Вревской). Валовые силикатные анализы выполнены лаборантом Р.Ю.Струковой.

2.1. С е д и м е н т а ц и я и о б щ а я х а р а к т е р и с т и к а д о н н ы х о т л о ж е н и й

Сведения по мутности и твердому стоку рек, впадающих в озеро, отсутствуют. Имеющиеся данные по мутности воды р. Сухоны не могут быть использованы, так как они характеризуют эрозионную активность реки и размеры транспорта наносов в ее верховьях. По Г.В. Лопатину (1952), район оз. Кубенского входит в зону со средней годовой мутностью воды рек менее 25 г/м^3 . Согласно уточненным данным за последнее десятилетие (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1972), мутность воды рек равнинной части территории северного края принимается равной 12 г/м^3 . Ввиду отсутствия фактического материала для расчета поступлений твердого стока в озеро была использована именно эта величина.

Поскольку среднегодовой приток воды в озеро, рассчитанный В.А. Кирилловой (Озеро Кубенское, ч. I, разд. 3.1) за период 1951-1972 гг., равен 4.1 км^3 , то рассчитанная суммарная величина годового притока взвешенных веществ в озеро составит 48 тыс. т. Среднегодовой сток р. Сухоны равен 4.2 км^3 . Мутность стока на основании средней мутности озерных вод мы приняли равной 3 г/м^3 (данные В.Б.Румянцева). Твердый сток р. Сухоны составит 13 тыс. т. Таким образом, поступающее в озеро взвешенное вещество, около 80% которого приносится Кубеной, составит около 35 тыс. т. На 1 м^2 дна озера отложится за год около 90 г. В линейных единицах (если условно принять объемный вес осадка равным 1) толщина годового слоя выразится величиной, равной 0,09 мм.

Единственные данные, характеризующие мутность воды озера, получены В.Б. Румянцевым в 1972 г. при изучении прозрачности. Количество взвеси в озере определялось путём фильтрации воды через мембранный фильтр. Средняя величина мутности за исследованное время составляла около 3 и не превышала 6 г/м^3 . Максимальная насыщенность речных вод наносами приходится на период весеннего половодья. Более 60% осадка составляют алевритовые частицы при значительной доле песчаных фракций. Песчано-алевритовый материал в основном аккумулируется в устье, образуя обширную дельту (р. Кубена), и лишь примерно 30-40% взвешенных веществ поступает в озеро и вовлекается в круговорот. Эти цифры подтверждаются и данными по мутности озерных вод. Если принять их во внимание, то величину поступающего в озеро взвешенного вещества следовало бы уменьшить.

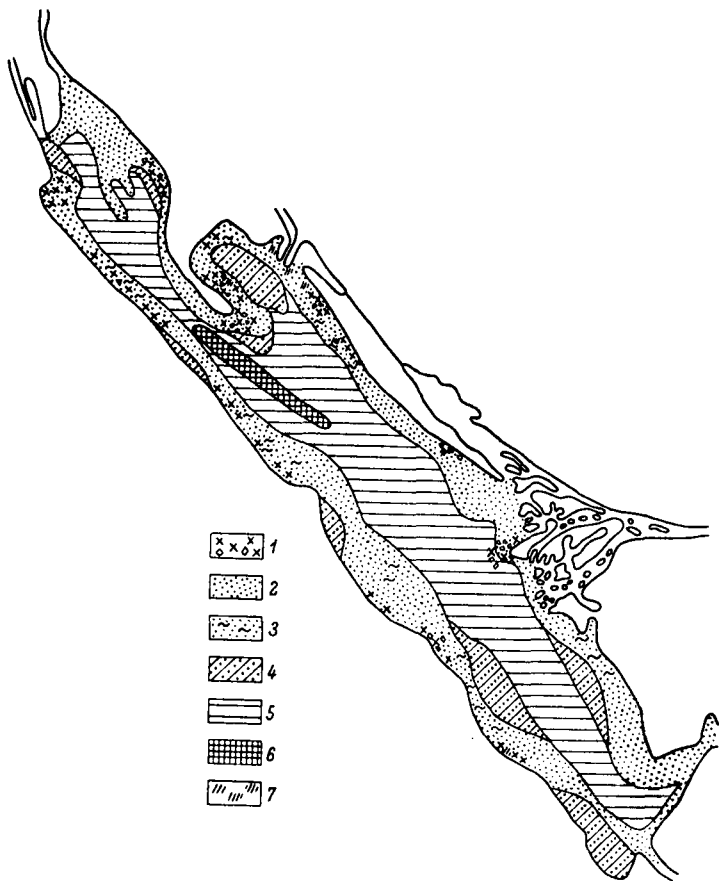


Рис. 8. Распределение донных отложений озера.

1 - камни и гравий; 2 - песок; 3 - песок заиленный; 4 - крупно-алевритовый ил; 5 - мелкоалевритовый ил; 6 - глинистый ил; 7 - выходы глин.

Кроме твердого стока рек источником осадочного материала является и береговая абразия. На всем протяжении западного и юго-западного берегов встречаются небольшие размываемые участки, лишенные растительности. Существенную роль в осадкообразовании играют и биологические процессы. В илах встречается большое количество панцирей кладоцер и створок диатомовых водорослей. На основании собранного материала по донным отложениям и визуальных наблюдений в полевых условиях составлена схема распределения донных отложений оз. Кубенского и высчитаны площади, занятые отдельными типами грунтов (рис. 8).

Донные отложения оз. Кубенского подразделяются на валунно-галечные (каменистые), песчаные, илистые и глинистые. Валунно-галечные отложения в основном распространены вдоль западного юго-западного берегов и представлены отдельными валунами, смытыми из морены. У берега крупные валуны нередко выступают из-под воды. В районе островов Чечино и Каменного дно сплошь покрыто хорошо окатанными валунами и галькой, скопление которых генетически представляет собой конечно-моренное образование (Ауслендер, Гей, 1967). Вокруг мыса Шелин и от него в сторону устья р. Уфтюги гряда камней распространяется почти на 200 м. Отмеченные на составленной И.С. Титенковым (1955) карте грунтов оз. Кубенского, в центральной его части, против впадения р. Ельмы, камни нами не обнаружены.

Гравий в основном встречается в местах распространения валунов и гальки, а также в виде узкой полосы – у самого уреза воды, где в большом количестве присутствуют обломки известняка разной размерности. Визуальные различия в петрографическом составе гравийного материала с западного и восточного берегов почти не улавливаются, что позволяет говорить об едином источнике его поступления. Гравий в основном кварцито-полевошпатовый, от хорошо до угловато окатанного. В большом количестве присутствует светлый лейкократовый, реже биотитовый гранит. В значительном количестве встречается плохо окатанная кремневая порода коричневого и серого цвета и, как уже упоминалось выше, известковистый мергель. Редко встречаются амфибол (черно-зеленый), гранат, эпидот (зеленый) и мусковит. Нет сомнения, что при более детальном исследовании пород список петрографического состава грубообломочного материала значительно расширится. Площади, занятые каменистым материалом, мы не высчитывали, так как в процентном отношении участки, сплошь вымощенные валунами, незначительны.

Песчаные отложения, тянущиеся непрерывной полосой вдоль берегов, приурочены к подводному склону и занимают 43% всей площади дна озера. Ширина полосы терригенных отложений сильно варьирует, достигая 3 км у западного и восточного берегов в центральной части озера. Под влиянием конфигурации береговой линии терригенный материал задерживается и при впадении р. Бол. Ельмы образует подводную мель, которая при низких стояниях уровня воды „обнажается“. До глубины 3 м песчаные частицы составляют основную массу донных отложений и среди них преобладают мелкозернистые. Только на отдельных прибрежных участках восточного берега встречаются среднезернистые пески с примесью гравия, приуроченные в основном к размываемой подводной террасе, которая хорошо прослеживается по стандартному разрезу III, и к району впадения р. Кубены (см. далее рис. 12). На спокойных, укрытых от ветра прибрежных участках (в основном вдоль западного берега) распространены заиленные пески. Цвет их разнообразен, но в основном светло-серый. Плохо промытые пески

встречаются только в юго-восточной части озера и при впадении р. Кубены.

В прибрежной зоне озера выделяются следующие типы донных отложений: песчано-гравийно-каменистые, песчаные (наиболее распространенные), песчано-заиленные и участки грубодетритовых отложений. Последние наиболее развиты в заливах северной части озера и при впадении р. Бол. Ельмы.

От р. Порозовицы до р. Сухоны вся осевая часть озера с незначительными колебаниями глубины покрыта буровато-серым илом. Ведущее положение среди илистых осадков занимают тонкие мелкоалевритовые илы (46%). В центральной осевой части озера, между стандартными разрезами II и III, на ограниченной площади распространены глинистые илы. На долю крупноалевритовых илов приходится 11% площади дна озера и в основном в южной его части. Именно здесь вследствие небольших скоростей течений при всех направлениях ветра (Охлопкова, 1974) происходит нормальная седиментация осадков с отложением алеврита. Такие же осадки встречаются и в районе р. Уфтюги. Цвет илистых осадков серый с буроватым оттенком и с темным жидким наилком. По своей консистенции илы до глубины 10 см полужидкие, мягкие, ниже становятся более плотными и обладают рыхлой, „творожистой“ структурой.

Вследствие небольших глубин озера существенное влияние на распределение его донных отложений оказывают волнения и течения. Преобладание ветров западного направления вызывает постоянное и интенсивное волно-прибойное воздействие на восточный берег озера. На отдельных участках смываются не только тонкие частицы, но и легко подвижные мелкозернистые пески. Вдоль побережья о. Токшинского и Заболотской гряды и вдоль северо-восточного берега мыса Шелин на некотором расстоянии от берега встречаются участки довольно плотных коричневых и бурых глин. По мнению К.А. Садокова (1956), коричневые глины в этом районе имеют моренное происхождение. Местами вдоль юго-западного берега под тонким слоем песка залегает голубовато-серая глина.

В основу характеристики типов осадков по гранулометрическому составу положена классификация Н.М. Страхова (1954), взявшего за критерий величину медианного диаметра частиц. Для разделения песков принята градация, предложенная П.Л. Безруковым и В.П. Петелиным (1960). Характеристика осадков озера составлена по данным гранулометрических анализов 76 образцов. Результаты статистической обработки этих данных приведены в табл.18.

Для анализа особенностей механической седиментации были составлены схемы распределения песчаной, алевритовой и пелитовой фракций осадков.

Гравийный тип осадков в нашем материале представлен единственной пробой, взятой в районе Заболотской гряды. Песчаные фракции в ней составляют лишь 5%.

Песчаные отложения. По гранулометрическому составу в озере можно выделить среднезернистые и мелкозернистые пески.

Т а б л и ц а 18

Средние и экстремальные значения статистических показателей
гранулометрического состава донных отложений озера

Тип грунта	Число проб	Средний диаметр частиц (M _d)	Коэффициент сортировки (S ₀)	
Гравий	1	3,3	2,5	
Песок	{ среднезернистый	5	0,35(0,28-0,45)	1,4(1,2-1,7)
	{ мелкозернистый	24	0,17(0,11-0,25)	1,6(1,3-2,9)
Ил	{ крупноалевритовый	13	0,067(0,052-0,10)	1,9(1,1-3,2)
	{ мелкоалевритовый	31	0,023(0,010-0,045)	2,8(2,0-8,7)
	{ глинистый	2	0,008(0,007-0,009)	3,1(2,6-3,7)

Среднезернистые пески, представленные 5 образцами, отобраны в основном у восточного берега. Для всех образцов характерны одновершинные графики с преобладанием среднеспесчаной фракции (0.5–0.25 мм), содержание которой колеблется от 52 до 77%. По своей конфигурации различаются 2 типа графиков. Первый с диапазоном фракций от мелкозернистого песка (0.25–0.1 мм) до гравия, второй – от среднезернистого песка в сторону тонких фракций (ст. 78). В обоих типах в осадке большую роль играют также мелкозернистые пески, на долю которых приходится от 5 до 38%. Сортированность осадков хорошая: средний коэффициент – 1.4, крайние его значения – 1.2–1.7.

Мелкозернистые пески представлены 24 образцами, 67% из которых имеют диапазон от среднезернистых песчаных фракций в сторону тонких, причем в основном преобладает мелкопесчаная фракция с содержанием в среднем 65.1%, а в отдельных случаях и более 90%.

Заиление песков происходит за счет поступления алевритов. Сумма алевритовых фракций в среднем составляет 16.2%. В отдельных образцах (ст. 45) одновершинность мелкозернистых песков обусловлена двумя фракциями – крупного алеврита (0.1–0.05 мм) и песчаной с содержанием их примерно в одинаковых количествах. Наиболее подвижные пелитовые фракции (< 0.01 мм) в среднем в осадке составляют около 2%; в 4 сильно заиленных образцах содержание этих фракций колебалось от 6 до 10%. Лишь в 8 образцах диапазон фракций был более широким со значительной долей крупных фракций. В них одновершинность обусловлена двумя фракциями, присутствующими примерно в одинаковых количествах – мелкозернистого и среднезернистого песка. Сортированность осадков большей частью хорошая: средний коэффициент сортировки равен 1.6 и лишь в трех случаях был выше 2.

Схема распределения песчаной фракции 1–0.1 мм (рис. 9) составлена без учета грубообломочных фракций. Песчаная фракция в осадках озера имеет большое распространение. Несмотря на некоторые особенности, выявляется общая закономерность – уменьшение содержания песчаного материала по мере удаления от берегов. У берегов содержание этой фракции в осадках почти везде превышает 50%, а на протяжении всего восточного берега – даже более 70%, достигая здесь же, в зоне волнового воздействия, и максимальных значений – 100%. Переход к зоне с наименьшим содержанием песчаной фракции (1–10%) в осадках восточной стороны озера резкий. Аналогичная зона (>70%) у западного берега отмечается лишь в центральной части озера. Широкое распространение зоны песков на участках, расположенных близ устьев рек Кубены и Ельмы, связано с поступлением этого материала с речными водами и выносом более тонкого материала в центральную часть озера. Отчетливо прослеживается поступление песчаного материала с северо-западного берега: на прибрежном участке от р. Порозовицы до р. Бол. Ельмы содержание песчаной фракции составляет от

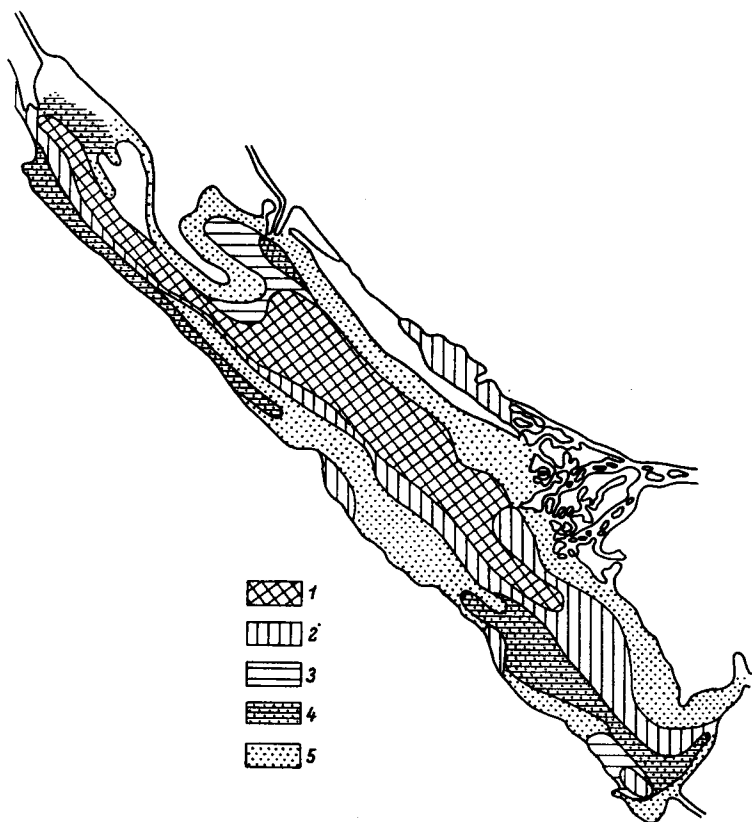


Рис. 9. Распределение песчаной фракции (от 0,1 до 1 мм) в донных отложениях озера (в %).

1 - менее 10; 2 - 10-30; 3 - 30-50; 4 - 50-70; 5 - более 70.

50 до 70%. Такая же зона выделяется и в южной части озера, где преобладают заиленные пески. Зона с содержанием песчаной фракции в осадке от 30 до 50% не имеет широкого распространения; небольшие ее участки выделены в заливе при впадении р. Уфтыуги и в южной части озера.

Обращает на себя внимание зона осадков с содержанием песчаных частиц 10-30%. Она проходит узкой полосой вдоль всего озера от р. Порозовицы до р. Сухоны, примыкая с западной стороны к зоне с минимальным содержанием песчаных частиц. Этот хорошо прослеживающийся транзит наносов соединяется в южной

части озера с участком аналогичных осадков от р. Кубены, а вытянутая конфигурация этой зоны осадков не оставляет сомнения в их происхождении — она отражает пути поступления осадочного материала. В центральной части озера оконтурена зона с содержанием песчаного материала менее 10%. Минимальное содержание песка в осадке — 1.4% — встречено лишь на участке стандартного разреза II, в основном же оно превышало 3%

В целом, рассматривая распределение песчаного материала, нельзя не заметить тесную приуроченность его к устьям рек и широкое распространение мелкозернистых песков хорошей сортировки. Сортировка песчаного материала в основном определяется волновым воздействием, которое особенно велико вдоль восточного берега, что и привело к накоплению там хорошо сортированного мелкого песка. У западного берега участки хорошо отсортированного песка невелики и отмечаются лишь в районе впадения р. Бол. Ельмы.

Широкое распространение мелкозернистых песков в донных отложениях озера можно объяснить мелководностью водоема: именно в такой обстановке песчаная фракция легко взмучивается, переносится и сортируется.

Илистые отложения. Основным гранулометрическим компонентом илистых отложений являются алевритовые фракции (0.1–0.01 мм), особенно мелкоалевритовая (0.05–0.01 мм).

Крупноалевритовые илы в нашем материале представлены 13 образцами с диапазоном фракций от глинистых до среднезернистых песков. Основными компонентами крупноалевритовых илов и крупных алевритов являются фракции мелких песков, крупных и мелких алевритов, на долю которых приходится более 80%. Преобладающей фракцией в основном является крупноалевритовая (0.1–0.05 мм), но иногда встречаются крупноалевритовые осадки с максимумом фракции мелкозернистого песка или фракции мелкого алеврита. Для таких осадков характерна положительная асимметрия и преобладание трнких частиц. В образцах, взятых на крутом прибрежном склоне, максимум приходится на фракцию среднезернистого песка (31%). Грунт там представлен темным илом с большим количеством кладоцер. Одновершинность гистограмм отдельных образцов обусловлена двумя фракциями, которые содержатся примерно в равных количествах.

Средняя медиана крупноалевритовых осадков равна 0.067 мм. Сортированность осадков хорошая и в среднем составляет 1.9; лишь в одном случае ее величина достигала 3.2.

Мелкоалевритовые илы занимают ведущее положение среди илов озера. Они представлены 31 образцом. Все осадки включают фракции в диапазоне от глинистых до средних песков. Алевритовые и пелитовые фракции составляют в сумме около 90%, преобладает мелкоалевритовая (0.05–0.01). При среднем значении 44.5% содержание ее колеблется в основном от 30 до 50% с максимумом 65%. Исключение составляет многослойный осадок, где грунт представлен слоем заиленного песка на глине.

Здесь содержание мелкоалевритовой фракции снижается и максимум смещается на фракцию мелкого песка. Снижение в осадках тонкой алевритовой фракции отчетливо прослеживается в северной и южной частях озера, а также при смене типа осадков у подошвы склона котловины.

Наиболее часто встречаются осадки с одновершинными гистограммами. Реже мелкоалевритовые илы имеют двувершинное и многовершинное строение гистограмм. Такие осадки встречаются в приустьевых участках озера, куда выносятся из рек более грубый материал, а также на участках смены типа осадков. Средняя медиана мелкоалевритовых илов равна 0,023 мм, что свидетельствует об их тонкости. Сортировка осадков средняя ($S_0 - 2,8$) с широкими предельными колебаниями (от 2 до 8,7) в многослойных осадках. Для незначительного участка глинистых илов характерны двувершинные графики гистограмм с максимумом в мелкоалевритовой и мелкопелитовой фракциях.

Рассматривая схему распределения алевритового материала в осадках, нельзя не заметить, что главным гранулометрическим компонентом осадков оз. Кубенского являются алевриты. Представление о распределении суммарного алеврита дает рис. 10. Как видно из него, зона с содержанием алеврита в осадках более 50% занимает всю центральную область озера и на большей ее части содержание алеврита превышает эту величину, достигая 60–70%. По периферии с восточного берега непосредственно к зоне с максимальным содержанием примыкает зона, где алевриты в осадке практически отсутствуют, что говорит о хорошей сортировке осадков и выносе мелких частиц. Лишь на небольших участках при впадении рек Уфтюги и Кубены, а также вдоль берега южнее р. Кубены, в небольших затишных зонах, отмечаются осадки с повышенным количеством алеврита.

Почти вдоль всего западного берега отмечается пояс повышенной концентрации алеврита в осадках (30–50%), и только в южной части озера эта зона ограничена со стороны берега узкой полосой более грубых отложений – песков. В северной половине озера в соответствии с морфологией котловины этот алевритовый пояс несколько уже, чем в южной. За зоной повышенной концентрации алеврита узкой полосой вдоль подошвы подводного склона тянется зона осадков с более низким его содержанием (менее 10%), которая заметно расширяется в центральной части озера. Обогащение осадков песчаным материалом здесь связано с выносами из р. Бол. Ельма.

Распределение крупных алевритов обусловлено в основном теми же факторами гидродинамики, что и распределение песчаного материала. Изолинии протягиваются вдоль берегов. По значительному содержанию алевритовой фракции выделяются две области осадков – прибрежная и центральная. На рис. 10 отчетливо видно, что одним из источников поступления алеврита являются терригенные осадки, приносимые с западного берега, где первая терраса сложена

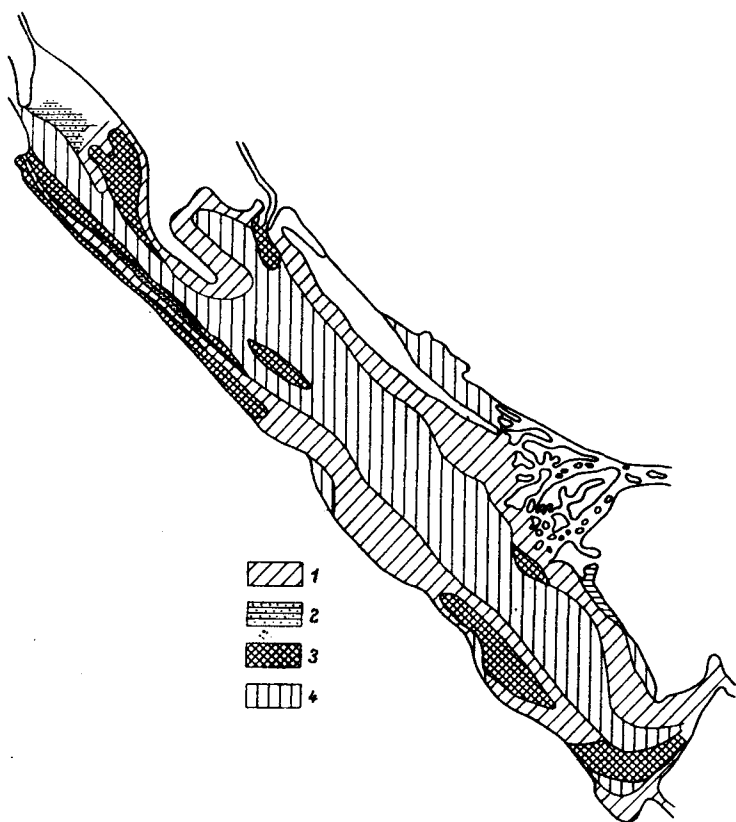


Рис. 10. Распределение алевритовой фракции (от 0.1 до 0.01 мм) в донных отложениях озера (в %).

1 - менее 10; 2 - 20-30; 3 - 30-50; 4 - более 50.

на алевритами. Наряду с алевритовым материалом терригенного происхождения значительную роль, вероятно, играет алеврит биогенного генезиса: в илах содержится большое количество панцирей кладоцер и их обломков.

В распределении пелитовой фракции отмечается несколько иной характер (рис. 11). Зона повышенной концентрации пелита оконтурена по периферии зоной с более низким его содержанием. Вероятно, на гидродинамический фактор накладывается биологический и другие факторы. Зона аккумуляции пелитов протягивается вдоль осевой части озера, где содержание пелита в осадках находится в пределах 30-50%. Согласно классификации осадков по пелитовой фракции, эта зона относится к илам. В осадках северной части зоны содержание пелитов несколько выше, чем в южной, где оно не превышает 40%. Лишь незначительный по площади участок илов зоны

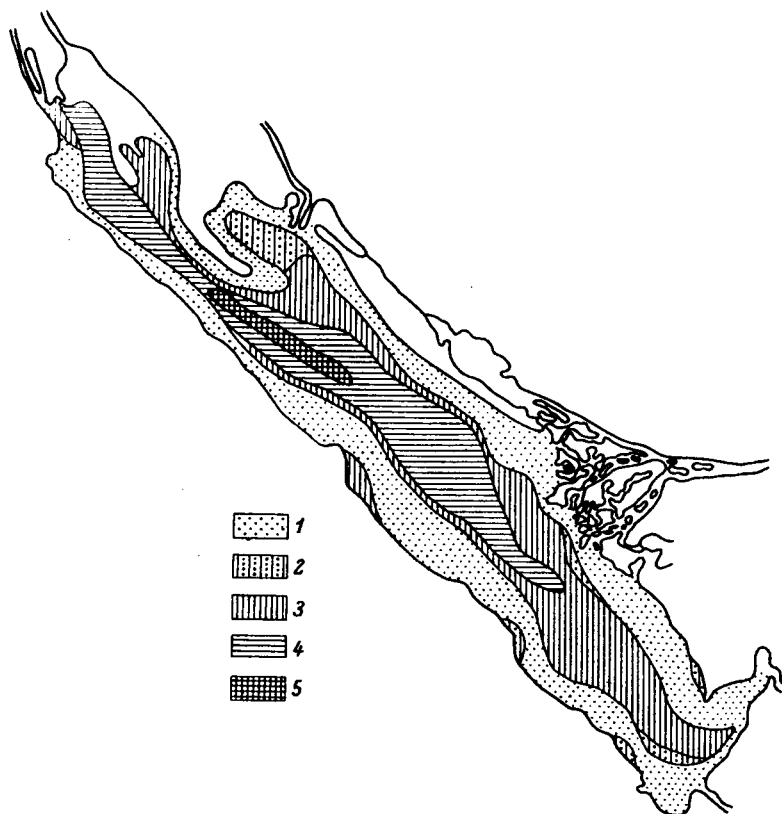


Рис. 11. Распределение пелитовой фракции (менее 0,01 мм) в донных отложениях озера (в %).

1 - менее 5; 2 - 5-10; 3 - 10-30; 4 - 30-50; 5 - более 50.

содержит в своем составе пелита более 50%, но максимум значений не превышал 59%. По периферии всю эту зону илов оконтуривают песчанистые илы с содержанием пелита 10-30%. Илистые пески с содержанием в своем составе пелита от 5 до 10% имеют ограниченное распространение. Основной участок таких осадков расположен в заливе между мысом Шелин и устьем р. Уфлюги. Небольшие участки илистых песков отмечены в южной части озера. Вдоль берегов протянулась широкой полосой зона с содержанием пелита 0-5%, т.е. зона распространения песков. В редких случаях содержание пелита в ее осадках достигало 4%, в основном же не достигало 1%. Как уже отмечалось, заиление песков идет за счет алевритов.

Различные формы пелитового материала представлены в осадках в равной степени как крупно так и среднепелитовыми фракциями. Глинистая фракция присутствует в незначительных количествах. В состав пелитовой фракции входит материал различного состава и генезиса. Наряду с терригенным известная роль принадлежит и биогенному. Диатомовые водоросли озер по гранулометрическому составу попадают главным образом во фракцию пелита.

2.2. Стратификация донных отложений

Представление о стратификации донных отложений получено на основании анализа 13 стратометрических грунтовых колонок, а также монолитов, взятых поршневым буром. Длина стратометрических колонок не превышала 80 см. Буром удалось вскрыть осадки на 330 см.

В области распространения илов в озере осадки располагаются в следующей последовательности. На поверхности залегает неконсолидированный слой наилка, ниже — 10-сантиметровый слой темного жидкого ила, который с глубиной уплотняется. Затем следует слой буровато-серого ила мощностью от 5 до 70 см. В некоторых колонках, взятых между стандартными разрезами I и III, под бурым илом обнаружен слой рыхлого белесоватого карбонатного ила с сильным запахом сероводорода. Величина этого горизонта варьирует от 1 до 40 см. Общая мощность илового слоя составляет немногим более метра.

Под иловым слоем залегает серая однородная глина. Переход к ней резкий как по цвету, так и по консистенции. Мощность слоя серой глины колеблется от 1 до 50 см. Всюду в нем встречается большое количество жестких включений, легко разрушающихся при растирании. Под слоем однородной глины залегает бурая глина с обильными гидротроилитовыми прослойками и примазками. В ней плотные глинистые слои разделены карбонатными прослойками (вскипают от HCl) из серого алевролита или мелкого песка, которые хорошо прослеживаются визуально, так как нередко в толщину достигают 1 мм. Наиболее отчетливо слоистость проявляется при высушении колонки.

Следует особо отметить, что во всех колонках присутствуют слои темного, почти черного ила, толщиной от нескольких миллиметров до 8 см (ст. 54), который располагается в основном под слоем бурого наилка, а иногда с него начинается осадок. Возможно, его возникновение — результат растекания жидкого ила при взятии колонки. Такой же темный слой до глубины примерно 2 см отмечается и в песках. Анализ из черной прослойки не подтвердил увеличения в нем органического вещества. Вероятно, темный цвет обусловлен присутствием сульфидов железа.

Палинологический анализ, произведенный В.И. Хомутовой (1974), позволил определить возраст осадков. Согласно ее данным, бурые слоистые глины образовались в позднеледниковье. Гомогенные серые глины откладывались в пребореале. В бореальное время в озере происходит карбонатный тип накопления, а начиная с атлантического — отлагаются буровато-серые илы. Колонки позволили определить мощность слоя осадков различного типа, из чего следует, что илонакопление в озере происходит очень медленно (рис. 12).

2.3. Р а с п р е д е л е н и е о с н о в н ы х х и м и ч е с к и х к о м п о н е н т о в

Для химической характеристики донных отложений оз. Кубенского были выполнены силикатные анализы, определения аутигенного кремнезема и легкоподвижного фосфора.

А у т и г е н н ы й к р е м н е з е м. Согласно полученным результатам, содержание его в донных отложениях сравнительно невелико и находится примерно в тех же пределах, что и в аналогичных осадках Онежского озера (Семенович, 1973). Но поскольку, по данным Н.Н. Давыдовой, содержание диатомовых водорослей в осадках оз. Кубенского значительно выше, чем в осадках Онежского, а ведущими по численности являются диатомеи обрастаний, есть основания предполагать, что при производстве анализов не весь аморфный кремнезем извлекается из донных отложений. Это подтверждается и данными Т.И. Горшковой (1952), установившей, что створки некоторых видов диатомовых переходят в раствор всего на 20–40%.

Содержание аутигенного кремнезема в песчаных осадках при среднем значении 2,5% колеблется от 1,6 до 4,5%, в крупноалевритовых илах — 4,1% (2,2–7,5%), в мелкоалевритовых илах — 6,0% (3,3–9,8%). Максимальное значение его достигало 11,4% в черном органическом илу на ст. 18, взятой в изолированной протоке, в зарослях растений (табл. 19). Размеры содержания кремнезема хорошо согласуются с количеством в осадках диатомовых, что говорит о ведущей роли последних в его накоплении.

В пространственном распределении аутигенного кремнезема намечается его приуроченность к осадкам более тонкого состава. Зона с содержанием аутигенного кремнезема от 5 до 10% в основном совпадает с прибрежной зоной в устье р. Бол. Ельмы, что объясняется наличием здесь тростниковых зарослей и развитием на них диатомовых водорослей. Затишные же условия в этой части озера способствует накоплению здесь грубодетритовых илистых осадков с повышенным количеством аутигенного кремнезема (7,5%).

К а р б о н а т н о с т ь. Содержание карбонатной углекислоты, определенное по 7 образцам донных отложений, колеблется в широких пределах — от 0,18 до 4,24%. Максимальные ее кон-

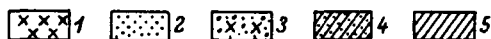
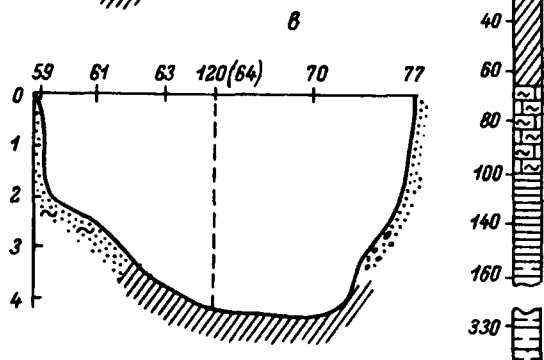
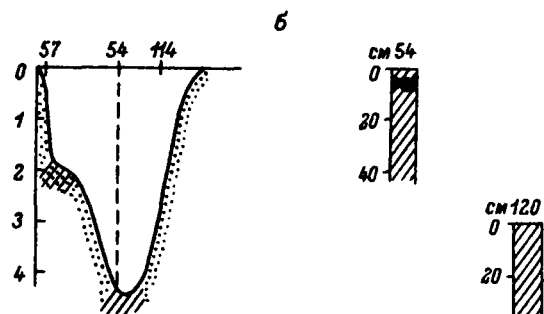
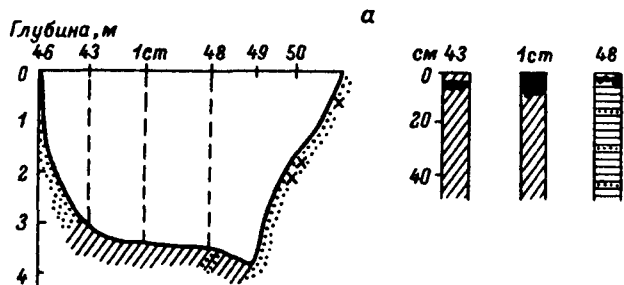


Рис. 12. Характерные поперечные профили и стратиграфия осадков озера.

Разрезы: а-г - стандартные (I-IV), д - в направлении от ст. 85 к устью р. Кубены; е - в направлении от ст. 30 к ст. 89. Осадки: 1 - гравий и камни; 2 - мелкий песок; 3 - средний песок; 4 - крупный алеврит; 5 - буровато-серый ил;

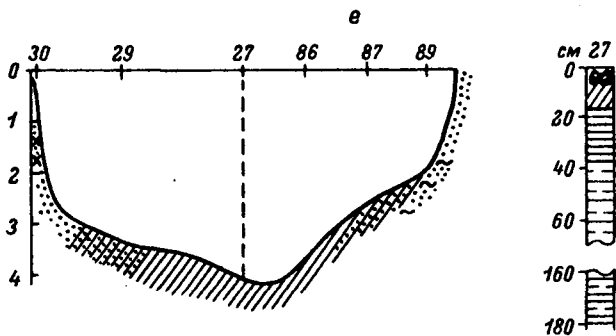
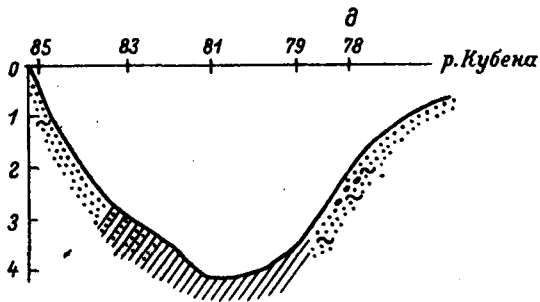
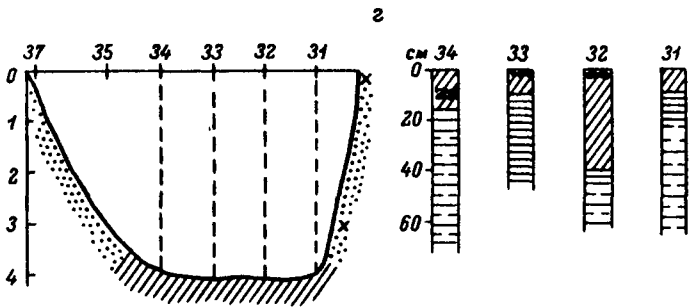


Рис. 12. (Продолжение).

6 - гомогенная глина; 7 - слоистая бежевая глина; 8 - черный ил; 9 - заиленный песок; 10 - карбонатный ил.

Т а б л и ц а 19

Содержание (в % от абсолютно сухого вещества)
аутигенного кремнезема и легкоподвижного фосфора
в донных отложениях озера

Станция	SiO ₂ аутигенный	P легкоподвижный
Песок		
25	1.85	0.0076
35	1.57	0.0033
37	4.48	0.0062
60	2.97	0.0110
77	2.61	0.0066
79	2.65	0.0069
92	2.41	0.0057
106	1.74	0.0023
Крупноалевритовый ил		
23	4.01	0.0100
17	2.25	0.0110
93	7.46	0.0005
107	2.87	0.0067
Мелкоалевритовый ил		
1	6.12	0.0010
5	5.52	0.0010
10	4.18	0.0009
26	3.85	0.0100
27	6.02	0.0009
32	7.97	0.0037
33	5.54	0.0039
43	5.51	0.0056
58	9.67	0.0052
62	6.91	0.0067
64	9.77	0.0040
66	7.98	0.0009
70	5.63	0.0007
105	3.31	0.0077
115	3.72	0.0003
118	3.96	0.0010
90	6.66	0.0054

Т а б л и ц а 19 (продолжение)

Станция	SiO ₂ аутигенный	P легкоподвижный
Средние и экстремальные значения		
Песок	2.53	0.0062
	1.57-4.48	0.0023-0.010
Крупноалевритовый ил	4.15	0.007
	2.25-7.46	0.0005-0.011
Мелкоалевритовый ил	6.02	0.003
	3.31-9.77	0.0007-0.010

центрации в размере не ниже 1.9% приурочены к приустьевым участкам, что обусловлено выносом сюда кластического карбонатного материала реками, дренирующими карбонатные пермские породы. Эта характерная черта подтверждается и величинами содержания CaO и MgO в осадках (при пересчете на CaCO₃): они максимальны также в приустьевых участках. Согласно классификации Н.М. Страхова (1954), по химическому составу здесь откладываются слабокарбонатные осадки (10-30% CaCO₃). Донные отложения с содержанием CaCO₃ немного ниже 10% отмечены при впадении р. Кубены. Некоторую роль в образовании карбонатного материала в осадках играют и биогенные компоненты: в илах встречается большое количество раковин моллюсков.

О р г а н и ч е с к о е в е щ е с т в о. В работе И.С. Титенкова (1955) приводятся сведения об органическом веществе (гумусе) в донных отложениях озера и даются предельные значения его содержания в илистых и песчаных грунтах. Его данные хорошо согласуются с нашими.

Характеристика органического вещества, выраженного в органическом углероде и гумусе, составлена на основании результатов анализов 29 проб. В этих же пробах был определен и азот. Кроме того, были использованы показатели величины потерь при прокаливании 75 образцов. Полученные данные приведены в табл. 20. В содержании органического вещества в осадках прослеживается связь с их гранулометрическим составом: оно возрастает от грубозернистых осадков к тонкозернистым, хотя в каждом типе отмечаются большие колебания.

Максимальная концентрация углерода, азота и потерь при прокаливании в отдельных типах отложений может превосходить минимальную в несколько раз. Максимальная величина содержания углерода (13.5%) отмечена в черном илу, на ст. 18, взятой в изолированном от озера заливе в северной части озера, в зарослях

Т а б л и ц а 20

Содержание углерода (С), гумуса, азота (N)
и величины потерь при прокаливании в донных отложениях
озера (в % от абсолютно сухого вещества)

Станция	С.	Гумус	N	С/N	Потери при прокаливании
Песок					
25	0.42	0.72	0.04	10.5	1.03
35	0.20	0.34	0.01	20.0	0.51
60	0.44	0.76	0.03	14.6	1.60
77	0.17	0.29	0.01	17.0	1.16
79	0.75	1.30	0.07	10.7	4.05
92	0.16	0.28	0.007	22.8	0.45
106	0.25	0.43	0.009	27.7	2.23
Крупноалевритовый ил					
23	1.05	1.81	0.09	11.6	2.90
17	1.35	2.33	0.14	9.6	3.99
93	2.00	4.82	0.25	11.2	10.73
107	0.82	1.41	0.065	12.6	2.28
Мелкоалевритовый ил					
1	4.83	8.33	0.41	11.8	12.46
5	3.34	5.76	0.85	9.5	6.85
10	1.84	3.18	0.12	15.3	4.82
26	1.08	1.86	0.07	15.4	4.22
27	3.59	6.20	0.30	11.9	5.89
32	3.62	6.24	0.31	11.7	9.49
33	3.84	6.61	0.33	11.6	10.47
43	4.27	7.36	0.41	10.4	9.59
58	5.17	8.92	0.48	10.7	12.25
62	3.96	6.83	0.35	11.3	8.94
64	5.01	8.64	0.50	10.0	12.24
66	3.60	6.20	0.32	11.2	9.94
70	3.98	6.87	0.33	12.0	8.09
105	1.99	3.34	0.17	11.7	4.96
115	1.54	2.65	0.065	23.7	7.56
118	2.31	3.98	0.18	12.8	9.48
90	4.55	7.84	0.42	10.8	-
18 ^x	13.5	23.3	1.29	10.4	-

Т а б л и ц а 20 (продолжение)

Станция	С	Гумус	N	С/N	Потери при прокаливании
Средние и экстремальные значения					
Песок	$\frac{0,34}{0,16-0,75}$	$\frac{0,59}{0,28-1,30}$	$\frac{0,02}{0,007-0,07}$	$\frac{17,6}{10,5-27,7}$	$\frac{1,21}{0,45-4,05}$
Крупно- алеври- товый ил	$\frac{1,50}{0,82-2,80}$	$\frac{2,59}{1,41-4,82}$	$\frac{0,14}{0,06-0,25}$	$\frac{11,2}{9,6-12,6}$	$\frac{4,46}{2,28-10,73}$
Мелкоале- врито- вый ил	$\frac{3,44}{1,08-5,17}$	$\frac{5,93}{1,86-8,92}$	$\frac{0,30}{0,06-0,50}$	$\frac{12,4}{9,5-23,7}$	$\frac{9,90}{4,22-12,46}$

П р и м е ч а н и е. Звездочкой отмечена станция, где донные отложения представлены черным илом с растительными остатками.

мягкой растительности, минимальная (0,16%) - в песчаных осадках (ст. 92). Отчетливо проявляется связь между распределением органического вещества и распространением пелитовой фракции в осадках (рис. 13): зона максимального содержания органического вещества (>10%) совпадает с зоной максимального накопления пелитов в центральной осевой части озера. В северной части озера, в районе стандартного разреза I, отмечен второй, незначительный по площади, участок с высоким содержанием органического вещества в осадках и еще один - при впадении р. Бол. Ельмы, где значительное содержание органики обнаружено в крупноалевритовых илах.

Вся остальная площадь, занятая мелкоалевритовым илом, содержит от 8 до 10% органического вещества, и лишь в илах южной, мелководной, части озера величины эти несколько ниже (5-8%). Низкое содержание органического вещества приурочено к зоне песков. Причем в хорошо отсортированных песках в районе Заболотской гряды и на небольшом участке южнее впадения р. Бол. Ельмы потери при прокаливании составляют менее 1%. На остальной части песчаной зоны эта величина колеблется от 1 до 2%. И только в песчаном образце, взятом на ст. 79, потери при прокаливании составили 4%, что объясняется влиянием аллохтонного органического вещества, приносимого р. Кубеной. Характер распределения азота в донных отложениях повторяет характер распределения углерода: в основном наблюдается его совместное увеличение с углеродом. Величина отношения углерода к азоту может служить показателем роли аллохтонного и автохтонного материала в формировании органического вещества в донных отложениях. В осадках оз. Кубенского оно колеблется от 9,5 до 23,7. Наиболее высокие

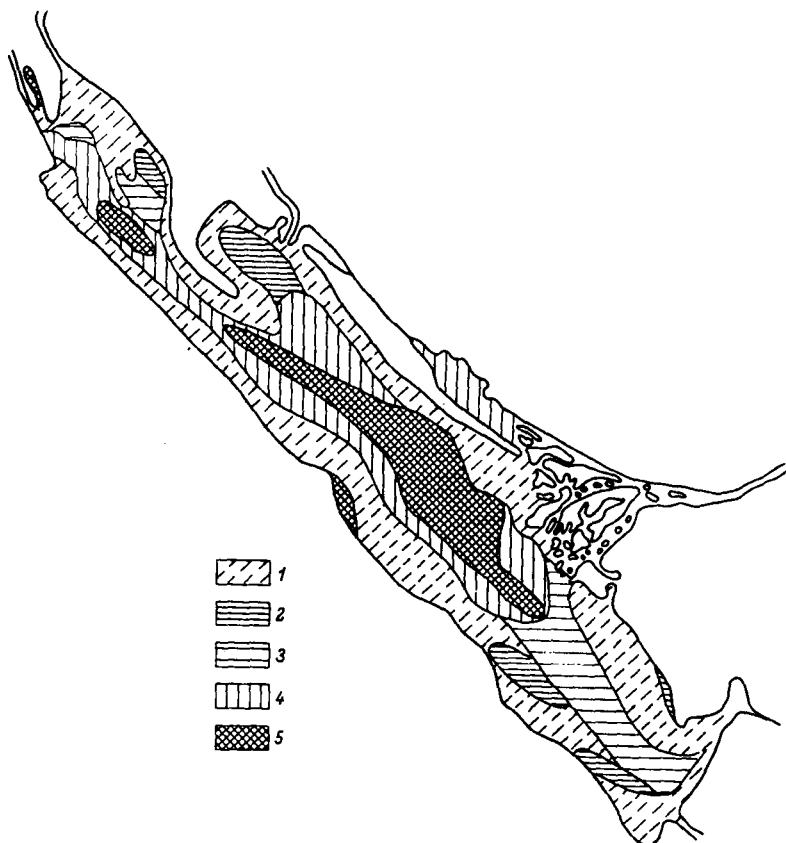


Рис. 13. Распределение потерь при прокаливании в донных отложениях озера (в % от абсолютно сухого вещества).

1 - менее 2; 2 - от 2 до 5; 3 - от 5 до 8; 4 - от 8 до 10; 5 - более 10.

ее значения отмечаются в песках и в основном приурочены к прибрежным участкам. Максимальная величина (27.7) зафиксирована на ст. 106, в приустьевом участке р. Уфтыуги, что, очевидно, обусловлено влиянием терригенного сноса органического вещества с заболоченного водосбора, где, по данным М.А. Кирилловой, в междуречье Уфтыуги и Кубены заболоченность возрастает до 9% при среднем значении для водосбора - 3%. Высокие значения отношения C/N в прибрежных и приустьевых участках свидетельствуют о высокой роли водной растительности в формировании органического вещества в осадках. Известно, что для макрофитов этот коэффициент составляет 13-23. На трех прибрежных станциях (станции 44, 74, 89, но данные эти не вошли в табл. 20) были

зафиксированы очень высокие значения C/N (46-190). Тщательная повторная проверка полученных результатов анализов заставляет отвергнуть предположение об ошибке в определении. Такое соотношение элементов свидетельствует о развитии здесь процессов аммонификации и денитрификации, которые выявлены Д.Н. Александровой при микробиологических исследованиях донных отложений (гл. 6, наст. изд.).

Количественная оценка поступления органического вещества позволяет ориентировочно определить значение источников его формирования в донных отложениях. По данным И.М. Распопова, годовая продукция макрофитов, выраженная в органическом углероде, составляет около 5800 т. По подсчетам Н.Ю. Сенатской, общая продукция фитопланктона в 1972 г. составила около 30 тыс. т углерода. Значительная доля в поступлении органического вещества в связи с большой степенью зарастания озера падает на перифитон, продукция которого в 1972 г. составила 3500 т С. И все же ведущая роль в накоплении органического вещества в осадках принадлежит макрофитам, так как планктон легко подвергается биохимическому распаду и основная его масса разрушается в толще воды или на поверхности наилка.

Несмотря на огромное количество органического вещества, продуцируемого в водоеме, в донных отложениях оз. Кубенского не происходит его накопления: средневзвешенное значение углерода составляет всего лишь около 2%. Причина этого кроется в быстром разложении органических остатков (их минерализации), чему способствует интенсивное перемешивание всей водной массы до дна под влиянием усиленной ветровой деятельности, обусловленной в свою очередь исключительно большим показателем открытости озера, равном 114.

В а л о в о й х и м и ч е с к и й с о с т а в. Химическая характеристика донных отложений оз. Кубенского составлена на основании данных валовых силикатных анализов 20 образцов проб различного типа грунта. Содержание всех химических элементов, за исключением валового кремнезема, связано обратной зависимостью со степенью их дисперсности (табл. 21). В составе осадка преобладает кремнезем и полуторные окислы. Последовательность $SiO_2 > Al_2O_3 > Fe_2O_3 > CaO$ сохраняется лишь для средних значений в различных типах грунтов. На отдельных же станциях содержание валового кальция было выше содержания железа в осадках.

Для двуокиси кремнезема в ее пространственном распределении характерны незначительные колебания внутри каждого из типов грунтов и приуроченность к зоне осадков с содержанием пелитовой фракции от 30 до 50%. Исключение составляет осадок на ст. 18, где содержание кремнезема в темном мелкоалевритовом илу составляет всего лишь 38%, тогда как для мелкоалевритовых илов открытой части озера оно находится в пределах 57-68% SiO_2 .

Т а б л и ц а 21

Валовой химический состав (в % от абсолютно сухого вещества)
донных отложений озера

Станция	SiO ₂	Al ₂ O ₃ +TiO ₂	Fe ₂ O ₃	MnO
				Песок
35	85.48	9.35	1.14	0.035
44	80.02	10.08	2.27	0.044
60	83.16	9.03	1.81	0.037
77	83.58	10.04	1.35	0.059
79	78.24	10.74	1.86	0
109	81.77	9.85	1.41	0.047
				Крупноалевритовый
23	81.04	10.59	1.85	0.060
93	61.69	12.77	3.66	0.051
107	81.06	10.17	2.09	0.046
				Мелкоалевритовый
1	59.25	17.99	3.34	0.110
5	66.69	12.74	3.70	0.098
10	62.65	12.95	4.06	0.090
27	65.78	13.91	3.49	0.094
32	60.60	14.28	4.27	0.108
64	57.13	16.39	5.50	0.116
70	64.68	13.79	4.63	0.047
90	59.40	14.03	5.48	0.038
105	68.31	11.80	3.35	0.045
115	63.26	13.85	4.45	0.047
18	38.55	10.75	3.45	0.140
				Средние и экстремальные
Песок	$\frac{82.04}{78.24-85.48}$	$\frac{9.85}{9.03-10.74}$	$\frac{1.64}{1.14-2.27}$	$\frac{0.037}{0-0.059}$
Крупноалеври- товый ил	$\frac{74.59}{61.69-81.06}$	$\frac{11.18}{10.17-12.77}$	$\frac{2.53}{1.85-3.66}$	$\frac{0.052}{0.046-0.060}$
Мелкоалеври- товый ил	$\frac{60.58}{38.55-68.31}$	$\frac{13.89}{10.75-17.99}$	$\frac{4.16}{3.34-5.50}$	$\frac{0.085}{0.038-0.140}$

CaO	MgO	Na ₂ O+K ₂ O	P ₂ O ₅	SO ₃
1.02	0.48	0.93	0.06	0.99
2.02	1.73	0.62	0.09	1.00
1.21	0.58	1.35	0.07	1.15
1.71	0.24	0.87	0.06	0.98
1.36	0.89	1.40	0.09	1.37
1.85	0.73	1.36	0.08	0.69
ил				
1.82	0.95	-	0.16	0.99
4.10	3.18	2.51	0.16	1.31
2.13	Следы	-	0.09	2.97
ил				
3.36	2.08	1.39	0.16	1.74
3.62	1.19	3.20	0.16	1.84
4.55	2.79	1.26	0.13	0.70
0.96	1.10	7.22	0.15	1.41
2.94	2.65	4.63	0.15	1.97
2.98	1.50	2.40	0.17	1.57
2.16	2.68	2.86	0.19	0.87
3.06	1.29	-	0.15	3.18
3.17	1.34	-	0.14	1.25
3.87	3.28	2.43	0.12	1.13
3.39	0.81	1.55	0.20	4.72
значения				
<u>1.53</u>	<u>0.77</u>	<u>1.09</u>	<u>0.07</u>	<u>1.03</u>
1.02-2.02	0.21-1.73	0.62-1.40	0.06-0.09	0.69-1.37
<u>2.68</u>	<u>1.38</u>	<u>2.51</u>	<u>0.13</u>	<u>1.76</u>
1.82-4.10	Сл.- 3.18	-	0.09-0.16	0.99-2.97
<u>3.10</u>	<u>1.88</u>	<u>2.98</u>	<u>0.16</u>	<u>1.85</u>
0.96-4.55	0.81-3.28	1.39-7.22	0.12-0.20	0.70-4.72

Содержание окислов алюминия и титана колеблется от 9.03 до 17.99%. Средние его значения в мелкоалевритовых илах не многим более таковых в песках.

Содержание кальция колеблется от 0.69 до 3.25%. Максимальные его значения приходится на мелкоалевритовые илы, где на отдельных станциях они были выше кларка. В пространственном распределении отмечается повышение концентрации кальция в центральной части озера с максимумом в приустьевых участках рек Порозовицы и Бол. Ельмы.

Содержание магния колеблется в донных отложениях от следов до 1.98% Mg, при этом в мелкоалевритовых илах происходит его накопление. В пространственном распределении валового магния заметна четко выраженная приуроченность его к осадкам северной части озера, а также к приустьевым участкам рек Бол. Ельмы и Кубены.

Особенности распределения щелочноземельных элементов по площади дна объясняются характером распространения на водосборе карбонатных пород. Так, например, высокое содержание магния на ст. 70, вероятно, обязано глинам, которые обнажаются по восточному берегу. Данные химических анализов донных колонок на Онежском озере показывают, что содержание магния в глинах почти в два раза выше, чем в илах. Большая часть щелочноземельных элементов в осадках оз. Кубенского связана с породами, слагающими водосбор, а кальций — частично и с органическим веществом. Эти обстоятельством можно объяснить высокое содержание его (2.42%) в органическом илу на ст. 18, где было максимальным (13.5%) и содержание углерода. В осадках всех типов грунта кальций преобладает над магнием, а сумма щелочноземельных элементов почти всюду выше содержания щелочных металлов.

Содержание кальция и магния в оз. Кубенском немного выше, чем в однотипных осадках Ладожского и Онежского озер, а щелочных металлов — несколько ниже (Семенович, 1966, 1973).

На долю же валовой серы в осадках озера приходится от 0.28 до 1.27%, причем почти повсюду ее содержание выше кларковых значений. Максимальные концентрации приурочены в основном к осадкам центральной части озера, но наиболее высокая величина (1.89) зафиксирована в изолированной протоке севернее мыса Шелин. Минимальные величины (0.28%) отмечены в приустьевых участках рек Порозовицы и Уфтюги, как в песках, так и в мелкоалевритовых илах. По сравнению с Ладожским и Онежским озерами в мелкоалевритовых илах оз. Кубенского серы выше на порядок, а в песках — на 2 порядка. Столь высокое содержание серы объясняется распространением на водосборе пермских карбонатных отложений, обогащенных гипсом.

Илы оз. Кубенского имеют запах сероводорода. Вероятно, при низких значениях окислительно-восстановительного потенциала сульфаты восстанавливаются до сероводорода.

Ф о с ф о р. Содержание фосфора в донных отложениях оз. Кубенского меняется в пределах от 0,03 до 0,09%, при этом в песках его средние значения ниже кларковых (0,07% P), а в илах — на уровне кларка. Иными словами, в донных отложениях не происходит накопления фосфора. Характерной чертой распределения фосфора является незначительное колебание его предельных значений внутри каждого из типов осадков. Его максимальное содержание было отмечено на станциях 70 и 18 (0,09% P). В пространственном распределении содержание его во всей иловой части озера мало меняется, но все же оно было несколько ниже в заливах при впадении рек Порозовицы и Уфтуги. Для песков наиболее обычна концентрация фосфора, равная 0,03–0,04%. Это говорит о том, что вклад терригенного фосфора в накопление его в донных отложениях незначителен. По сравнению с осадками Онежского и Ладожского озер содержание фосфора в донных отложениях оз. Кубенского в два раза ниже.

Содержание легкоподвижного фосфора в осадках колеблется в более широких пределах — от 0,0005 до 0,01%, и это характерно для всех типов осадков. Количество его в среднем для различных грунтов на один порядок ниже величин валового (табл. 19). Наибольшие концентрации фосфора приурочены к прибрежным участкам, причем максимальные значения зафиксированы в основном вдоль западного берега. Вероятно, это связано с поступлением алевритового материала в озеро, в составе которого имеются минералы, содержащие фосфор. Районы с повышенным содержанием легкоподвижного фосфора приурочены к размываемым участкам берега.

Благодаря присутствию в осадках большого количества общей серы и активному протеканию восстановительных процессов в оз. Кубенском широко развит процесс редукции сульфатов и образования сульфидов. В донных отложениях отмечается большое количество гидротроилита.

Изменение величин отношения углерода к фосфору позволяет выявить различие в качественном составе органического вещества. Для песков это отношение находится в пределах от 6 до 19, с переходом к илам оно резко возрастает и колеблется уже от 30 до 69. Такая резкая разница объясняется различием в происхождении органического вещества. В тонких фракциях преобладает биогенное органическое вещество. Причем в ряде случаев величина C/P в них выше, чем она у организмов зоопланктона. По данным А.П. Лисицина (1966), это отношение для зоопланктона составляет 40–42. Распределение максимальных значений отношения совпадает с зоной максимального количества органического вещества в осадках. Высокие коэффициенты указывают в основном на автохтонное его происхождение.

Ж е л е з о. Содержание железа в донных отложениях довольно низкое и колеблется от 0,79 до 3,85%, а пределы колебания в одном и том же типе осадков еще более узкие. В песках

оно не превышает 1,59% при среднем значении 1,16%. Хотя содержание железа и увеличивается с уменьшением размера частиц, среднее его значение для мелкоалевритовых илов все же было ниже кларкового (3,3%) и лишь на отдельных участках достигало его уровня. Поступающие в озеро гумифицированные воды удерживают железо в растворе, чем и объясняется низкое содержание его в донных отложениях. Пространственное распределение железа хорошо согласуется с распределением органического вещества.

М а р г а н е ц. Содержание марганца в донных отложениях колеблется от 0 до 1,08%. Максимальное значение приходится на осадки в изолированной от озера протоке (ст. 18). Среднее содержание марганца для песков составляет 0,029%, что значительно ниже кларка, и лишь в мелкоалевритовых илах оно находится на его уровне (0,067% Мп, по А.П. Виноградову). По сравнению с осадками Ладожского и Онежского озер содержание марганца в донных отложениях оз. Кубенского ниже на целый порядок. В пространственном распределении отмечается его связь с распределением тонкой пелитовой фракции. В центральной части через все озеро узкой полосой проходит зона с повышенным содержанием марганца в осадках – от 0,07 до 0,09%. Значения отношения железа к марганцу колеблются в широких пределах (20–130). Максимум их в основном приурочен к северной половине озера, в южной – они не превышают 35.

Итак, характерными особенностями химического состава осадков оз. Кубенского является высокое содержание серы и низкое содержание фосфора, железа и марганца; последний на целый порядок ниже, чем в осадках Онежского озера. В озере откладываются бескремнистые осадки: содержание аутигенного кремнезема не превышает 10%. В приустьевых участках откладываются слабокарбонатные осадки. В целом по озеру накопления в осадках органического вещества не происходит. Средневзвешенное его значение составляет всего лишь 5,7%, исключение составляют лишь закрытые, изолированные участки.

Л и т е р а т у р а

- А л ф е р о в с к а я М.М. Грунты Белого озера и рек, впадающих в него. – Изв. Гос. НИОРХ, 1965, т. 62, с. 291–298.
- А р с е н ь е в Ф.К. Очерк Кубенского края. – Вологодские губернские ведомости, 1863, № 10.
- А у с л е н д е р В.Г., Г е й В.П. История развития Кубено-Сухонской впадины в плейстоцене и голоцене. – В кн.: Материалы второго симпозиума по истории озер Северо-Запада СССР. Минск, 1967, с. 10–13.
- Б е з р у к о в П.Л., П е т е л и н В.П. Руководство по сбору и первичной обработке морских донных осадков. – Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1960, т. 44, с. 81–111.

- Виноградов А.П. Введение в геохимию океана. М., 1967. 215 с.
- Горшкова Т.И. О происхождении осадков северной части Тихого океана. - В кн.: Исследование дальневосточных морей. Т. 3. М.-Л., 1952, с. 142-160.
- Данилевский Н.Я. Кубенское озеро. Исследования о состоянии рыболовства в России. У1, отчет 2. СПб, 1862.
- Кирilloва В.А. Характеристика притоков озера. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 9-11.
- Допатин Г.В. Наносы рек СССР. М., 1952. 367 с.
- Лисицин А.П. Процессы современного осадкообразования в Беринговом море. М., 1966. 574 с.
- Озеро Кубенское. Ч. I. Гидрология. Л., 1977. 307 с.
- Охлопкова А.Н. Течения и внутренний водообмен. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 15-16.
- Распопов И.М. Высшая водная растительность литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 103-121.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т. 3. Северный край. Л., 1972. 258 с.
- Садков К.А. О четвертичных отложениях города Вологды. - В кн.: Труды научной конференции по изучению Вологодской области. Вологда, 1956, с. 54.
- Семенович Н.И. Донные отложения Ладожского озера. Л., 1966. 123 с.
- Семенович Н.И. Донные отложения Онежского озера. Л., 1973. 103 с.
- Страхов Н.М. Образование осадков в современных водоемах. М., 1954. 787 с.
- Титенков И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера. - В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111-116.
- Хомутова В.И. Результаты палинологического изучения грунтовой колонки. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 26-28.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ
ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Кубенское озеро зарастает на 30%, что составляет около 120 км² из 400 км² площади озера при его среднем многолетнем уровне, без учета площади длительно заливаемых осоковых лугов. Несмотря на то что озеро издавна используется в народном хозяйстве (промышленное рыболовство; звено системы Северо-Двинского водного пути), специальных исследований высшей водной растительности не проводилось. Однако благодаря неоднократному геоботаническому изучению лугов Вологодской области (Шенников, 1914, 1925; Ильинский, 1916, 1922; Бобровский, 1959; Козлова, 1963), хорошо обследованными оказались длительно заливаемые осоковые луга в окрестностях оз. Кубенского, главным образом в дельте р. Кубены, и определена фитомасса растений.

3.1. Флора и растительность

В зарастании Кубенского озера участвуют 75 видов растений, обнаруженных в основном при геоботаническом обследовании водоема. Поскольку специальных флористических работ нами не проводилось, список водных растений нельзя считать исчерпывающим. В число обнаруженных видов вошли не только гидрофиты, т.е. истинно водные растения, но и гигрофиты (18 видов) и мезофиты (7 видов), произрастающие на пойменных лугах в дельтах рек и на затопляемых в половодье прибрежных участках озера, а также 2 вида водно-болотных растений. 48 видов растений относятся к гидрофитам, среди них 22 вида – воздушно-водные, 10 – плавающие и 16 – погруженные макрофиты. Эдификаторная роль принадлежит 19 видам растений, среди которых 16 видов гидрофитов и 3 вида гигрофитов. Они создают 26 ассоциаций. Понятно, что значение различных ассоциаций в зарастании оз. Кубенского неодинаково. Однако прежде чем перейти к характеристике ассоциаций, необходимо сделать некоторые пояснения.

При характеристике группировок намеренно не указана глубина в местах, где делались описания. Причина заключается в том, что амплитуда внутрigoдовых колебаний уровня составляет 3,5 м (Озеро Кубенское, Ч. 1, 1977). Паводочные воды, наполняя озеро

¹ Глава написана И.М. Распоповым.

первоначально затопляют обширные острова дельты р. Кубены, низменные пространства при устьях рек, значительную часть мысов Шелин, Титлин и Заболотской гряды, но довольно быстро отступают. Отсюда следует, что глубина, на которой встречаются растения, зависит от времени обследования.

Средний многолетний ход уровня воды изображен на рис. 14. Здесь же нанесены и пределы глубин (по отношению к среднему многолетнему уровню), на которых встречены группировки макрофитов. На рисунке хорошо видно, что только все фитоценозы рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) и примерно 50% фитоценозов рдеста пронзеннолистного (*Pot. perfoliatus*) находятся в воде в течение всего года. Все остальные группировки обсыхают в зимнюю межень.

Ниже даются краткие характеристики ассоциаций, а полный видовой состав и обилие видов в группировках приведены в таблицах 22 и 23 (см. вкл.).

Чистая ассоциация рдеста блестящего (*Potamogetonetum lucensis purum*) занимает огромную площадь - около 70 км² - в северо-западной и юго-восточной частях озера. Группировку составляет лишь один вид растений - рдест блестящий (*Potamogeton lucens*). Фитоценозы очень разреженные, проективное покрытие составляет 30%. Растения распределены по площади очень неравномерно. Произрастают они большей частью на илистых песках, а также на сером иле до глубины 4 м. Высота рдеста блестящего достигает 400 см, обилие - 2-3 балла (по шестибальной шкале Друде).² Группировка рдеста блестящего, как сказано выше, - единственная в озере, находящаяся вне амплитуды внутригодовых колебаний уровня воды в озере (рис. 14).

Рдест пронзеннолистный (*Potamogeton perfoliatus*) образует две группировки, занимающие в общей сложности площадь, превышающую 18 км². Фитоценозы рдеста пронзеннолистного распространены вдоль всех берегов озера, находясь обычно на некотором расстоянии от уреза воды.

Чистая ассоциация рдеста пронзеннолистного (*Potamogetonetum perfoliati purum*) предпочитает места с глубиной от 2 до 3 м. Среднее проективное покрытие составляет 70%. Обилие рдеста пронзеннолистного достигает 4 (3-5) баллов. Растения высотой до 300 см произрастают на заиленном песке и песчанистом иле. Около 50% фитоценозов, относящихся к этой ассоциации, в период зимней межени (январь-март) обсыхают.

Ассоциация рдеста пронзеннолистного с другими водными растениями (*Potamogetonetum perfoliati aqui-herbosum*)

2

Далее в статье для удобства изложения иногда при указании обилия (об.) слово „балл“ опускается, а следующее за показателем обилия в скобках число, выраженное в %, означает встречаемость.

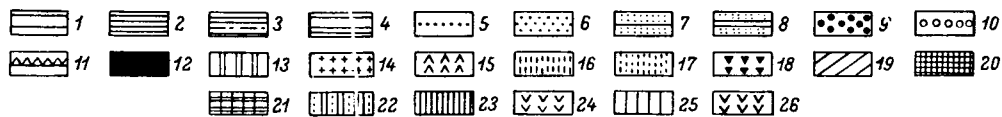
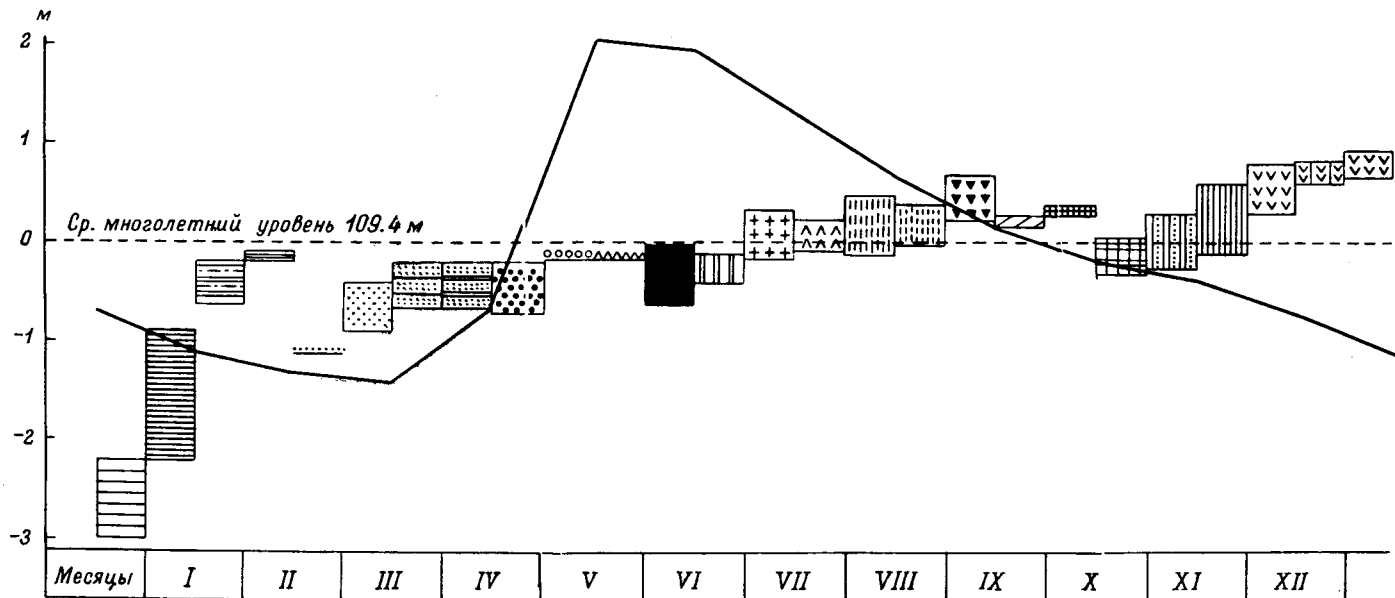
распространена на меньших глубинах по сравнению с предыдущей в пределах зоны внутригодовых колебаний уровня, и с начала ноября до середины апреля места, где распространены заросли рдестов, выходят из-под воды. Травостой, сложенный 7 видами растений, в большинстве фитоценозов одноярусный. Проективное покрытие подъяруса элодеидов - 70 (50-75)%, а нимфеидов - 10 (<5-30)%. Высота растений 170-180 см. Постоянен только рдест пронзеннолистный, обилие которого 4 (3-5).

Почти чистая ассоциация рдеста разнолистного (*Potamogeton heterophylli subpurum*) занимает площадь около 175 га, большая часть которой находится в пределах дельты р. Кубены. Как правило, размеры фитоценозов небольшие. Они распространены на песчаном грунте. В одноярусном растительном покрове насчитывается 4 вида растений, однако постоянен только рдест разнолистный (*Potamogeton heterophyllus*), обилие которого 4 (3-4), тогда как остальные растения единичны и встречаются не более чем в 2/3 фитоценозов. Растения распространены по площади неравномерно. Высота растений 150-160 см. Проективное покрытие - 60 (40-60)%. Места, где распространены фитоценозы, относящиеся к данной ассоциации, с начала октября до начала третьей декады апреля выходят из-под воды.

Широкое распространение в озере получили заросли горца земноводного (*Polygonum amphibium*). Горец является эдифи-

Рис. 14. Расположение ассоциаций макрофитов по отношению к уровню воды озера (с п л о ш н а я л и н и я - ход уровня).

1 - чистая асс. рдеста блестящего; 2 - чистая асс. рдеста пронзеннолистного; 3 - асс. рдеста пронзеннолистного с разнотравьем; 4 - почти чистая асс. рдеста разнолистного; 5 - асс. горца земноводного с рдестом блестящим; 6 - почти чистая асс. горца земноводного; 7 - асс. горца земноводного с рдестом пронзеннолистным; 8 - асс. горца земноводного с рдестом разнолистным; 9 - асс. кубышки желтой с другими макрофитами; 10 - асс. кувшинки чисто-белой с телорезом; 10 - асс. телореза с кувшинкой; 12 - асс. камыша озерного с другими водными растениями; 13 - асс. манника водяного с другими водными растениями; 14 - асс. ежеголовника ветвистого с другими макрофитами; 15 - асс. стрелолиста обыкновенного с другими водными растениями; 16 - асс. ситняга болотного с другими водными растениями; 17 - асс. ситняга игольчатого с другими макрофитами; 18 - асс. жерушника земноводного с другими макрофитами; 19 - асс. сусака зонтичного с другими водными растениями; 20 - асс. хвоща приречного с другими водными растениями; 21 - асс. тростника с рдестом разнолистным; 22 - асс. тростника с ситнягом; 23 - чистая асс. тростника; 24 - асс. осоки острой с другими водными растениями; 25 - асс. осоки острой с хвощом; 26 - асс. осоки черной с разнотравьем.



каторным видом в четырех ассоциациях, общая площадь которых около 20 км². Основные массивы зарослей горца расположены вблизи устьев рек, впадающих в озеро (в особенности у устья р. Кубены), и в южной его части, где берут начало р. Сухона и протоки Бол. и Мал. Пучкас.

Ассоциация горца земноводного с рдестом блестящим (Polygonetum lucentis-potamogetonosum) имеет ограниченное распространение на песчаных грунтах на глубине более 2 м в северо-западной и юго-восточной частях озера. Травостой двухъярусный, сложенный 4 видами растений. Проективное покрытие подъяруса нимфеидов, образованного горцом (об. 4), колеблется от 40 до 60%, а подъяруса элодеидов из рдеста блестящего (об. 2) - 10-15%. Высота растений равнялась соответственно 240 и 220 см. Растения распределены по площади неравномерно. Участки озера, где распространена данная группировка, выходят из-под воды на 2.5 месяца - со 2-ой декады января по начало апреля, оказываясь под слоем лежащего на дне льда.

Почти чистая ассоциация горца земноводного (Polygonetum subpurum) - широко распространенная группировка, встречающаяся обычно на заиленном песке. Травостой одноярусный, сложен пятью видами. Проективное покрытие - 60 (45-70)%. Для всех фитоценозов данной ассоциации постоянен лишь горец земноводный с обилием 4(4-5). У остальных видов обилие всего 1. Высота растений достигает 240 см, а сами они распределены по площади более или менее равномерно. В период зимней межени, с середины ноября до середины апреля, фитоценозы находятся на обсохшем дне.

Ассоциация горца земноводного с рдестом пронзеннолистным (Polygonetum perfoliati-potamogetonosum) распространена вдоль берегов озера. Она чаще всего встречается на заиленном песке. В травостое зарегистрировано 7 видов растений, неравномерно распределенных по площади, однако только горец земноводный, обилие которого 4 (3-5), и рдест пронзеннолистный с обилием 2 (2-3) встречаются постоянно. Растения образуют 2 подъяруса: подъярус нимфеидов высотой 200 см и сомкнутостью 60-70% и подъярус элодеидов высотой 150 см. Сомкнутость яруса погруженных растений неодинакова в разных фитоценозах - от 10 до 60% при среднем 40%. Участки дна, где отмечены фитоценозы горца с рдестом пронзеннолистным, обсыхают в середине октября и вновь затопляются в середине апреля.

Ассоциация горца земноводного с рдестом разнолистным (Polygonetum heterophylli-potamogetonosum) является одной из самых распространенных группировок на озере. Наибольшие массивы зарослей, относящихся к этой ассоциации, находятся вблизи устьев впадающих в него рек. Грунтом служит илистый песок. По строению травяного покрова эта ассоциация близка описанной выше. Семь видов формируют травостой. Постоянны горец земноводный с обилием 4 (3-5) и рдест разнолистный с обилием 3(3-4).

Polygonetum heterophylli potamogetonosum		Nupharetum aqui-herbosum		Nymphaeetum candidae stratiotosum		Stratiotetum nymphaeosum		Glycerietum aqui-herbosum		Equisetetum aqui-herbosum	
обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %
-	-	-	-	-	-	-	-	4	100	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2(1-3 гр)	66
3	25	2	33	-	-	-	-	2	50	-	-
1	25	-	-	-	-	-	-	-	-	2	33
-	-	1	66	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	33
1	50	-	-	-	-	1	100	1	50	1	33
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	33
-	-	1	33	-	-	1	100	1	50	4(4-5)	100
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	33
-	-	-	-	1	100	1	100	-	-	-	-
2	25	-	-	1	100	1	100	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	1	50	-	-
-	-	1(1-2)	66	-	-	-	-	1-2	100	-	-
-	-	1	33	-	-	-	-	2гр-3	50	1(1-2)	60
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	33
-	-	1(1-2)	66	-	-	1	100	1	50	1	33
-	-	5	100	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	2	100	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	5	100	3	100	-	-	-	-
4(3-5)	100	1	33	-	-	-	-	1	50	2	33
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	33
-	-	1	66	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3(3-4)	100	-	-	-	-	-	-	-	-	2(1-3)	100
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
1	50	1(1-2)	66	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
-	-	1	33	3	100	5	100	-	-	-	-

Таблица 23

Видовой состав и обилие растений в ассоциациях макрофитов озера

Вид	Scirpetum aqui-herbosum		Eleocharietum palustris aqui-herbosum		Eleocharietum acicularis aqui-herbosum		Butometum aqui-herbosum	
	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Agrostis alba</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. vulgaris</i> With.	-	-	1(1-2 гр)	32	2(1-3)	100	-	-
<i>Digraphis arundinacea</i> L.	-	-	1	16	-	-	1-3 гр	100
<i>Glyceria maxima</i> (Harm.) Holmb.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Phragmites communis</i> Trin.	1	20	-	-	-	-	-	-
<i>Carex acuta</i> L.	-	-	1(1-2)	32	-	-	-	-
<i>C. aquatilis</i> Wahlb.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. nigra</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>C. vesicaria</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eleocharis acicularis</i> L.	1(1-2)	60	2(1-4)	48	4(3-5)	100	-	-
<i>E. palustris</i> L.	-	-	2(3-5)	100	1	66	2гр-4	100
<i>Scirpus lacustris</i> L.	4(3-5)	100	1	16	-	-	-	-
<i>Alisma plantago</i> L.	-	-	2(1-2)	64	-	-	-	-
<i>Butomus umbellatus</i> L.	-	-	1(1-2)	48	1	33	4	100
<i>Caltha palustris</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	-	-	1(1-2)	64	1	33	-	-
<i>Epilobium palustre</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Filipendula ulmaria</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gallium palustre</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lathyrus palustre</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lysimachia nummularia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. vulgaris</i> L.	-	-	-	-	1	33	-	-
<i>Lythrum salicaria</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Mentha arvensis</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Myosotis palustris</i> Lam.	-	-	1	48	-	-	1	50
<i>Naumburgia thyrsiflora</i> (L.) Rehb.	-	-	-	-	2	33	-	-
<i>Ranunculus lingua</i> L.	-	-	-	-	1	33	-	-
<i>R. reptans</i> L.	-	-	1	32	1	100	1	100
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.	-	-	1(1-2)	30	-	-	2	100
<i>Rumex acetosa</i> L.	-	-	-	-	3(2-3)	66	-	-
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	1	20	1(1-3)	100	-	-	1	100
<i>Sium latifolium</i> M.B.	-	-	1(1-2)	64	-	-	2	100
<i>Senecio paludosus</i> L.	-	-	-	-	-	-	1	100
<i>Veronica longifolia</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lemna trisulca</i> L.	1	20	-	-	-	-	-	-
<i>Polygonum amphibium</i> L.	1(1-2)	40	1	16	1(1-2)	66	2	100
<i>Sparganium ramosum</i> Huds.	-	-	1(1-2)	48	-	-	-	-
<i>Sp. simplex</i> Huds.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Riccia fluitans</i>	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Batrachium circinnatus</i>	-	-	-	-	1	33	-	-
<i>Elatine hydropiper</i> L.	1	20	1	32	2	33	-	-
<i>Elodea canadensis</i> Rich.	-	-	1	16	-	-	-	-
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Potamogeton heterophyllus</i> Schreb.	-	-	2(1-2)	48	2(2-3)	100	-	-
<i>P. pectinatus</i> L.	-	-	1	16	1	33	-	-
<i>P. perfoliatus</i> L.	-	-	1	48	1(1-2)	66	-	-
<i>P. pusillus</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Subularia aquatica</i> L.	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chara fragilis</i> Den.	-	-	-	-	2(1-2)	100	-	-

Roripetum aqui-herbosum		Sparganietum ramosi aqui- herbosum		Sagittarietum aqui-herbosum	
обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %	обилие	встречаемость, %
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
2(1-3)	40	-	-	-	-
1	20	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
1	20	-	-	-	-
1	20	2	40	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
2	20	2	50	2	42
1(1-2)	40	1	100	2(1-3)	84
1	20	-	-	-	-
2(1-2)	80	-	-	2(1-2)	56
1(1-2)	80	1	100	1(1-3)	84
1	40	1	50	-	-
-	-	-	-	1	14
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
1	20	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	1	14
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
5(4-5)	100	2	50	2(1-3)	56
-	-	-	-	-	-
1(1-2)	100	2	50	4(4-5)	100
1	20	1	50	2(1-2)	100
-	-	-	-	-	-
-	-	-	-	-	-
1	20	1	50	1	42
2(1-3)	60	1	50	1(1-2)	42
1	20	4(4-5)	100	1	14
1	20	-	-	-	-
1	20	-	-	-	-
-	-	-	-	1	14
-	-	-	-	-	-
1	40	-	-	-	-
2(2-3)	40	1	50	1	14
-	-	-	-	-	-
-	-	2	50	1	14
-	-	-	-	1	14
-	-	-	-	1	14
-	-	-	-	-	-

Эти растения образуют подъярус растений с плавающими листьями, проективное покрытие которого 60–70%, и подъярус погруженных растений с проективным покрытием 40%. Высота подъярусов достигает соответственно 200 и 120 см. Растения распределены по площади неравномерно. Выходят из-под воды в те же сроки, что и предыдущая ассоциация.

Ассоциация кубышки желтой с другими водными растениями (*Nupharetum aquii-herbosum*), площадь которой около 6000 м², встречается на илистом грунте в дельте р. Кубены и в заливе близ устья р. Порозовицы. Растения, среди которых насчитывается 11 видов, неравномерно распределены по площади. Кроме кубышки желтой (*Nuphar luteum*) с обилием 5 и встречаемостью 100%, обилие большинства растений составляет 1 балл, а встречаемость не превышает 66%. Обычно хорошо выражен лишь подъярус нимфеидов, проективное покрытие которого 70–80%. Высота растений – до 200 см. С ноября до середины апреля группировка обсыхает.

Ассоциация кувшинки чисто-белой с телорезом (*Nyphaeetum candidae stratiotosum*), построенная пятью видами растений, занимает площадь около 1000 м² в дельте р. Кубены и в заводи у мыса Шелин. Грунт – коричневый ил. Растительный покров двухъярусный. Кувшинки чисто-белая (*Nymphaea candida*) с обилием 5 и четырехгранная (*N. tetragona*) с обилием 2 в совокупности со всплывшими экземплярами телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides*), обилие которого 3 балла, образуют полностью сомкнутый подъярус растений с плавающими листьями, а укореняющиеся растения телореза создают подъярус погруженных растений, проективное покрытие которого 40%. Высота подъярусов равна соответственно 150 и 40 см. Группировка с середины октября до 20-х чисел апреля выходит из-под воды.

Ассоциация телореза с кувшинкой (*Stratiotetum nymphaeosum*). Несколько фитоценозов, относящихся к ассоциации, общей площадью около 1000 м² встречено в заводи за полосой тростника в районе мыса Шелин. Грунтом служит коричневый органический ил. В группировке отмечено 7 видов растений, слагающих 3 подъяруса: наводный, растений с плавающими листьями и погруженный. Проективное покрытие их равно соответственно 15, 15 и 100%, а высота – 200, 170 и 40 см. Водная толща насыщена телорезом алоэвидным, обилие которого 5–6 баллов. Группами на поверхности воды плавают листья кувшинки четырехгранной с обилием 3. Остальные растения единичны. С середины октября до середины апреля фитоценозы телореза оказываются на суше.

Ассоциация камыша озерного с другими водными растениями (*Scirpetum aquii-herbosum*) встречается главным образом в Токшинском озере и в дельтах рек Кубены и Уфтьюги. Общая площадь камышовых зарослей небольшая – 85 га. Фитоценозы отмечены на илистом грунте и на заиленном песке. Травостой, сложенный 7 видами, одноярусный. Проектное покрытие надвод-

ного подъяруса - 50 (30-70)%, высота - 250-300 см. Встречаемость большинства равномерно распределенных по площади растений - 20 (до 60)%, а обилие - 1 балл, за исключением камыша озерного с обилием 4 (3-5) и встречаемостью 100%. С середины октября до середины апреля фитоценозы камыша выходят из-под воды.

Ассоциация манника водяного с другими водными растениями (Glycerietum aqui-herbosum) занимает небольшую площадь (8000 м²) в юго-восточной части озера на заиленном песке. В группировке 9 видов макрофитов, большей частью равномерно распределенных по площади. Хорошо выражен лишь подъярус возвышающихся над водой растений, проективное покрытие которого 70%, а высота - 110-150 см. Большинство растений встречается единично в 50% фитоценозов. Исключение составляет манник водяной (*Glyceria maxima*) (об. 4, 100%), стрелолист обыкновенный (*Sagittaria sagittifolia*) (об. 1-2, 100%), поручейник широколистный (*Sium latifolium*) (об. 2, гр. 3, 50%). С октября до середины апреля фитоценозы манника находятся на обсохшем дне.

Ассоциация ежеголовника ветвистого с другими водными растениями (Sparganietum ramosi aqui-herbosum) встречается на илистом грунте в заливах при истоке р. Сухоны и около устья р. Порозовицы. Общая площадь группировки около 7000 м². В растительном покрове отмечено 13 видов растений, входящих в состав трех подъярусов. Подъярусы возвышающихся над водой макрофитов и погруженных растений разрежены. Их покрытие составляет в среднем 15% при колебании от 5 до 30%. Сомкнутость подъяруса растений с плавающими листьями - 80%. Высота подъярусов достигает соответственно 160, 150 и 100 см. Во всех фитоценозах встречается 3 вида макрофитов: ежеголовник ветвистый (*Sparganium ramosum*) с обилием 4 (4-5), а также сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*) и ситняг болотный (*Eleocharis palustris*), оба с обилием 1. Участки дна озера, на которых встречены фитоценозы ежеголовника ветвистого, выходят из-под воды в середине сентября и вновь затопляются в третьей декаде апреля.

Ассоциация стрелолиста обыкновенного с другими водными растениями (Sagittarietum aqui-herbosum) встречается чаще всего на песчанистом иле. Фитоценозы, относящиеся к описываемой ассоциации, наибольшую площадь занимают в дельте р. Кубены и в оз. Токшинском. Хорошо развиты они и в устьях рек Уфтьюги и Порозовицы. Общая площадь зарослей стрелолиста близка к 210 га. Видовой состав группировки разнообразен - 17 видов. Растения, образующие, как правило, 2 подъяруса, распространены по площади неравномерно. Надводный подъярус, высотой до 150 см, разреженный - его проективное покрытие 20 (10-50)%. Высота подъяруса растений с плавающими листьями около 100 см, а проективное покрытие - 60 (40-80)%. Типичными для группировки являются стрелолист обыкновенный (об. 4 (4-5),

100%), поручейник широколистный (об. 2 (1-2), 100%), ситняг болотный (об. 2 (1-3), 84%), сусак зонтичный (об. 1 (1-3), 84%), жерушник земноводный (*Rorippa amphibia*) (об. 2 (1-3), 56%). Остальные растения единичны и встречаемость их большей частью не превышает 15%. Дно озера в местах распространения стрелолиста с середины сентября-начала октября до третьей декады апреля освобождается от воды.

Ассоциация ситняга болотного с другими водными растениями (*Eleocharetum palustris* *aqui-herbosum*) встречается на различных грунтах, преимущественно на сером иле и на глинистом субстрате в различных частях озера. Общая площадь, занимаемая группировкой, немногим более 3 га. Растения (их 21 вид) неравномерно распределены по площади. Травостой трехъярусный, однако хорошо выражен только надводный подъярус, проективное покрытие которого 40 (20-100)%. Подъярусы погруженных макрофитов и растений с плавающими листьями очень разреженные. Сомкнутость их в среднем составляет 5%, однако в фитоценозах с масловым развитием ситняга игольчатого (*Eleocharis acicularis*) она достигает 80%. Средняя высота растений по подъярусам составляет соответственно 120 (100-140), 60-70 и 10-15 см. Характерными растениями являются ситняг болотный (об. 3(3-5), 100%), стрелолист обыкновенный (об. 1(1-3), 100%), частуха подорожниковая (*Alisma plantago*) (об. 2 (1-2), 64%), хвощ приречный (об. 1 (1-2), 64%) и поручейник широколистный (об. 1 (1-2), 64%). Фитоценозы ситняга болотного с конца августа-сентября до третьей декады апреля находятся на обсохшей территории.

Ассоциация ситняга игольчатого с другими водными растениями (*Eleocharetum acicularis* *aqui-herbosum*) занимает небольшую площадь на прибрежных мелководьях. Грунтом служит заиленный песок. Растения, которых насчитывается 17 видов, неравномерно распределены по площади. Растительный покров двухъярусный. Проективное покрытие возвышающихся над водой растений очень небольшое - 5 (<5-35)%, а погруженных - 70(50-100)%. Во всех фитоценозах встречаются помимо эдификатора - ситняга игольчатого (об. 4 (3-5)) полевица обыкновенная (*Agrostis vulgaris*) (об. 2 (1-3)), стрелолист обыкновенный (об. 1), рдест разнолистный (об. 2(2-3)) и *Chara fragilis* (об. 2 (1-3)). Кроме того, во многих фитоценозах встречается лютик стелющийся (*Ranunculus reptans*) (об. 3 (2-3), 66%). С середины сентября по третью декаду апреля фитоценозы ситняга игольчатого выходят из-под воды.

Ассоциация жерушника земноводного с другими водными растениями (*Rorippetum aqui-herbosum*) встречается большей частью на илистом грунте, а также на задернованном с обилием органических остатков. Распространена она главным образом в оз. Токшинском, в дельте р. Кубены, в заливе около устья р. Порозовицы и в зарастающей протоке у мыса Шелин. Группировка

богата флористически - 21 вид растений участвует в построении двухъярусного травостоя. Подъярус возвышающихся над водой растений сомкнутый - 90 (60-100)%. Высота его 100-120 см. Отдельные растения тростника и камыша озерного достигают 200 см. Сомкнутость подводного подъяруса тоже большая (до 80%) благодаря обилию переплетающихся облиственных стеблей жерушника. В некоторых фитоценозах хорошо выражен подъярус растений с плавающими листьями и проективным покрытием до 30%, тогда как в большинстве фитоценозов оно не превышает 5%. Высота погруженных растений - от 30 до 80 см, а горца земноводного - 90 см. Наиболее типичны для группировки жерушник земноводный (об. 5(4-5), 100%), стрелolist обыкновенный (об. 1 (1-2), 100%), поручейник широколистный (*Sium latifolium*) (об. 2 (1-2), 100%), частуха подорожниковая (об. 2 (1-2), 80%), сусак зонтичный (об. 1 (1-2), 80%) и горец земноводный (об. 2 (1-3), 60%). Растения распределены по площади неравномерно. Фитоценозы, общая площадь которых около 75 га, с середины сентября по третью декаду апреля находятся на обсохшем дне озера.

Ассоциация сусака зонтичного с другими водными растениями (*Butometum aqui-herbosum*) встречается главным образом на илистом грунте в дельте р. Кубены, где занимает площадь около 25 га. В группировке 10 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Прекутивное покрытие подъяруса надводных растений - 80%, растений с плавающими листьями - 20%. Высота подъярусов достигает соответственно 150 и 60 см. Характерными растениями являются сусак зонтичный (об. 4), поручейник широколистный (об. 2), ситняг болотный (об. 2, гр. 4) и горец земноводный (об. 2). С середины сентября почти до конца апреля группировка находится в „обсохшем“ состоянии.

Ассоциация хвоща приречного с другими водными растениями (*Equisetum aqui-herbosum*) встречается в северо-западной части озера в заливе у устья р. Порозовицы, а также у устьев рек, впадающих в его юго-восточную часть. Группировку строят 13 видов растений, более или менее равномерно распределенных по площади. Надводный подъярус почти полностью сомкнут. Высота его растений - 90-100 см. Типичными для группировки являются хвощ приречный (*Equisetum fluviatile*) (об. 4(4-5), 100%), рдест разнолистный (об. (2(1-3), 100%) и осока острая (*Carex acuta*) (об. 2 (1, гр. 3), 66%). Группировка, общая площадь которой около 12 га, во второй декаде сентября выходит из-под воды и остается на обсохшем дне до третьей декады апреля.

Тростниковые заросли, распространенные по всему озеру, относятся к 3 ассоциациям, общая площадь которых около 540 га. Все группировки распространены на песке или заиленном песке, однако самые продуктивные фитоценозы встречены на серой глине вблизи устья р. Уфтюги. Ассоциации близки друг другу по строению. Сомкнутость тростника составляет в среднем 70-80%, с колебаниями

ми от 50 до 90%. Высота тростника равняется в среднем 300 см при колебании от 250 до 380 см.

Ассоциация тростника с рдестом разнолистным (*Phragmitetum heterophylli-potamogetonosum*) отмечена на большей глубине по сравнению с двумя другими ассоциациями тростника. В травостое 8 видов растений, неравномерно распределенных по площади. Проективное покрытие подводного подъяруса, построенного тростником обыкновенным, — 70–80%, а подъяруса погруженных растений — всего 10–20%. Высота погруженных растений — до 100 см. Помимо тростника во всех фитоценозах встречается лишь рдест разнолистный.

Ассоциация тростника с ситнягом (*Phragmitetum eleocharosum*) построена 7 видами растений, большинство из которых встречается единично. Постоянными являются только тростник обыкновенный (об. 4) и ситняг игольчатый (об. 2 (1–3)).

Чистая ассоциация тростника (*Phragmitetum purum*). В группировке зарегистрировано только 2 вида растений: тростник обыкновенный (об. 5 (4–5)) и единичные экземпляры горца земноводного, отмеченные в 50% фитоценозов. Фитоценозы, относящиеся к ассоциации тростника с рдестом разнолистным, в конце сентября–октябре оказываются на обсохшем дне, заливаемом вновь водой в середине апреля. Дно озера в местах распространения двух других группировок тростника обнажается в конце августа–сентябре и уходит под воду в конце апреля.

Огромную площадь занимают ассоциации осоки острой (*Carex acuta*). Нами описаны две ассоциации, довольно близкие по видовому составу и строению.

Ассоциация осоки острой с другими растениями (*Caricetum acutae mixta-herbosum*) распространена на длительно затопляемых прибрежьях озера и на островах в дельтах рек. Она является самой обширной из всех группировок, встреченных на оз. Кубенском. Фитоценозы осоки острой с разнотравьем описаны на различных, но преимущественно мелкозернистых грунтах с обилием плохо разложившегося органического материала. Травостой сложен 28 видами растений, которые неравномерно распределены по площади. В травостое хорошо выражен лишь подъярус воздушно-водных растений, сомкнутость которого значительна — 85–90 (70–100)%. Высота подъяруса — 100–130 (до 180) см. Большинство растений встречается единично и не более чем в 50% фитоценозов. Постоянными для группировки кроме эдификатора — осоки острой (об. 5 (4–5)) — являются поручейник широколистный (об. 2 (1–3)) и калужница болотная (*Caltha palustris*) (об. 2 (1–2)).

Ассоциация осоки острой с хвощом (*Caricetum acutae equisetosum*) распространена главным образом на илистом грунте в различных районах озера, но основные массивы осоковых зарослей сосредоточены в дельте р. Кубены, близ устьев рек Уфлюги, Коя, истоков Сухоны и притоков Бол. и Мал. Пучкас, на Заболотской гряде и мысе Шелин. Травостой, состоящий из 25 видов

растений, трехъярусный. Подъярус воздушно-водных растений, высотой 100 (80-130) см, сомкнут на 70 (до 90)%. Подъярус растений с плавающими листьями выражен слабо: сомкнутость его - 5-10%, высота - 60 см. Сомкнутость подъяруса погруженных растений - от 20 до 40%, высота - 30-50 см. Постоянными для группировки являются 8 видов, из которых наиболее типичны осока острая (об. 4 (3-4)), хвощ приречный (об. 3 (2-3)), двукисточник тростниковидный (*Dicranis arundinaceae*) (об. 2 (1-3)), калужница болотная (об. 2 (1-2)), поручейник широколистный (об. 2 (1-3)) и рдест разнолистный (об. 3 (1-3)). Остальные растения в большинстве случаев встречаются единично.

Ассоциация осоки черной с разнотравьем (*Caricetum nigrae mixta-herbosum*) встречается на наиболее возвышенных местах затопляемой части прибрежий, главным образом в дельте р. Кубены. Заросли осоки черной (*Carex nigra*) занимают значительно меньшую площадь по сравнению с описанными выше ассоциациями осоки острой. В травостое насчитывается 21 вид растений, входящих в состав трех надводных подъярусов, высота которых равна соответственно 210, 140 и 30 (до 80) см. Общая сомкнутость воздушно-водных растений - 90-100%. 12 видов растений встречаются во всех фитоценозах. Обилие большинства растений не превышает 2 баллов, кроме осоки черной (об. 4) и хвоща приречного (об. 3 (1-4)). В отдельных фитоценозах обилия 3 балла достигают еще несколько растений (табл. 23, см. вкл.).

3.2. Геоботаническая характеристика

Озеро Кубенское относится к типу литоральных озер. Высшая водная растительность, как указывалось выше, занимает значительную площадь, исчисляемую в 120 км² (без учета длительно затопляемых осоковых лугов), т.е. 30% акватории озера. Процент зарастания довольно большой, но все же 70% акватории лишено водной растительности. К тому же около 70 км² заросшей площади занимают очень разреженные группировки рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*).

Основными факторами, ограничивающими распространение цветковых растений в озере, следует считать динамические воздействия водной массы и характер донных отложений, среди которых, по данным И.С.Титенкова (1955) и А.А. Курочкиной (гл. 2, наст. изд.), преобладают песчаные. Ф.Ф. Воронцов (1974) рассчитал энергию воды и потерю энергии воды в придонном слое, а также горизонтальную составляющую орбитальной скорости движения волн у дна в различных частях озера с учетом направления и силы ветров и морфометрических особенностей котловины озера. Оказалось, что минимальные орбитальная скорость и энергия волн у дна свойственны северо-западной части озера и центральной

части против дельты р. Кубены. Именно к этим районам озера приурочены огромные массивы разреженных зарослей рдеста блестящего, и скорее всего повышением придонной энергии волн можно объяснить отсутствие группировок рдеста блестящего по всей акватории мелководного оз. Кубенского (рис. 15). Граница зарослей рдеста в северо-западной части проходит на некотором удалении от уреза воды — примерно в тех местах, где происходит перелом поперечного профиля котловины и возрастает энергия волн. Все остальные сообщества макрофитов встречаются в прибрежной полосе, но, за исключением отдельных фитоценозов тростника обыкновенного, сообщества высших водных растений находятся на некотором удалении от уреза воды. Главными причинами такого распределения фитоценозов являются динамическое воздействие волн и резкое внутрigoдовое колебание уровня (рис. 15, см. вкл.).

Наиболее разнообразен в геоботаническом отношении район озера у дельты р. Кубены, являющийся поставщиком аллювия и биогенных элементов, способствующих развитию продуктивных группировок. Многочисленные аллювиальные острова большей частью покрыты длительно поемными осоковыми сообществами с преобладанием *Carex acuta*. Но поскольку осоковые группировки являются луговыми, описание фитоценозов производилось в основном в тех местах, где осочки длительно находились на заливаемой территории.

Осоковые луга занимают огромную площадь на островах, расположенных в дельтах рек — притоков оз. Кубенского и на его берегах. Изучавшие прикубенские луга Н.В. Ильинский (1916, 1922) и А.П. Шенников (1914, 1925) считали, что площадь осоковых „озерских пожен“ достигает примерно 6000 га. Наши аэровизуальные наблюдения и последующее обследование прибрежно-водной растительности с катера позволили оценить площадь осоковых группировок приблизительно в 4600 га. Уменьшение площади осоковых лугов по сравнению с 1914–1915 гг., когда проводили работы Н.В. Ильинский и А.П. Шенников, вполне объяснимо, ибо уже А.П. Шенников указывал на прогрессирующее зарастание лугов кустарниками. Кроме того, нами обследовались и подсчитывались площади только длительно поемных осоковых лугов, произрастающих на площадях, затопляемых примерно с начала мая до середины августа.

В протоках и плёсах, разделяющих дельтовые острова р. Кубены, наблюдается большое разнообразие группировок макрофитов. Узкой прерывистой полосой шириной 3–5 м (до 7 м) вдоль берегов ряда островов тянутся фитоценозы сусака зонтичного. Местами их сменяют небольшие фитоценозы манника водяного. Широкой полосой (шириной от 10 до 20 м) опоясывают острова и развиваются на плёсах группировки стрелолиста обыкновенного. С ними соседствуют сообщества жерушника земноводного. В начале лета, в период массового цветения жерушника, плёсы между островами напоминают пятнистый ковер с преобладанием желтого цвета. В дальнейшем,

когда зацветает горец земноводный, фитоценозы которого в дельте многочисленны и обширны, цветовая гамма меняется на розовую. Особенно велики массивы зарослей горца земноводного, куда входят как почти чистые фитоценозы *Polygonum amphibium*, так и фитоценозы с примесью рдеста разнолистного и рдеста пронзеннолистного при впадении основного рукава р. Кубены в озеро. Вода р. Кубены, поступаая в озеро, теряет свою скорость (Озеро Кубенское, ч. 1, разд. 4.1), вследствие чего справа и слева от руслового потока образуются подводные валы и мелководья, на которых и произрастают высоко продуктивные сообщества горца земноводного, а также рдеста разнолистного.

По внешней границе островов тянутся барьерные заросли тростника обыкновенного, состоящие из отдельных массивов, ширина которых обычно не превышает 20 м, а длина достигает сотен метров. Со стороны озера, на расстоянии примерно 100 м от берега (что связано, как указывалось выше, с динамичностью вод), их оконтуривают сообщества рдеста пронзеннолистного, достигающие значительных размеров. Фитоценозы рдеста пронзеннолистного широко развиты в протоках дельты р. Кубены. Они тянутся полосой вдоль берегов и занимают участки на плёсах, где среди них возвышаются фитоценозы камыша озерного, площадь которых обычно колеблется в пределах 100–300 м².

К северо-западу от дельты р. Кубены расположено оз. Токшинское – глубоко врезанный залив, отделенный от основной акватории оз. Кубенского Токшинским островом. В период половодья Заболотская гряда – узкий длинный мыс этого острова, отделяющая залив от основной акватории, затопляется и Токшинское озеро составляет единое целое с центральным плёсом озера. В межень оно превращается в водоем с водообменом, замедленным по сравнению с основной частью оз. Кубенского. Однако и в этот период, по данным Л.Ф. Жехновской (гл. 1, наст. изд.), существенных различий в гидрохимических показателях между оз. Токшинским и основной акваторией оз. Кубенского установить не удалось.

В зарастании оз. Токшинского можно заметить следующие закономерности: вдоль всех берегов тянется полоса мокрых осоковых лугов с преобладанием *Carex acuta*. Ширина полосы осоковых группировок достигает наибольшей величины на Заболотской гряде (200–250 м). В вершине залива и по его северному берегу она до 30–50 м, расширяясь лишь на мысах, вдающихся в залив. Осоковые сообщества, находящиеся на Заболотской гряде и в вершине оз. Токшинского, оконтуриваются полосой жерушника земноводного, средняя ширина которой около 25 м.

К осочнику и фитоценозам *Rorippa amphibia* примыкают тянущиеся прерывистой полосой заросли стрелолиста обыкновенного и тростника обыкновенного. Вдоль зарослей линеидов пятнами в несколько сот квадратных метров встречаются фитоценозы горца земноводного. Они особенно многочисленны у входа в озеро, в

средней и в головной части залива, а также при устьях рек, впадающих в северо-восточный берег.

Ближе к центральной части оз. Токшинского пятнами, размеры которых колеблются от 200 до 1000 и более м², произрастает рдест пронзеннолистный. Наконец, при входе в оз. Токшинское и в его верхней части расположены кольцевые заросли тростника и камыша озерного, не встречающиеся в других районах озера. Внешний диаметр колец колеблется от 20 до 50 м, а ширина пояса линейдов обычно около 5 м. Центральные части некоторых колец заросли нимфеидами — кубышкой желтой и реже кувшинкой чистой — или рдестами разнолистным и пронзеннолистным.

Узкая протока соединяет оз. Токшинское с Токшинским заливом, расположенным при устье р. Уфтьюги. Токшинский залив более глубок, поэтому центральная его часть лишена группировок макрофитов. Кроме того, северный берег залива сложен валунно-галечными отложениями, что затрудняет развитие воздушно-водной растительности. Почти вдоль всех берегов на расстоянии около 15 м от уреза воды идет полоса горца земноводного шириной 10–15 м, к которой примыкают фитоценозы рдеста пронзеннолистного площадью по 200–300 м². По берегам оз. Токшинского и вдоль русла р. Уфтьюги идет полоса осочника, сложенного *Carex acuta* с обильной примесью хвоща приречного. Ширина полосы в среднем составляет 50 м. При устье р. Уфтьюги и вдоль западного берега о. Токшинского развиты сомкнутые и самые продуктивные на оз. Кубенском группировки тростника. В массивы тростника вкраплена редкая для озера группировка ситняга болотного и фитоценозы рдеста пронзеннолистного.

Редкие группировки телореза алоэвидного и кувшинки чистой площадью 800–1000 м² описаны в протоке, отделяющей мыс Шелин от материка. Здесь же большую часть протоки занимают сообщества стрелолиста и жерушника. Со стороны озера протоку прикрывает плотный массив тростника, более разреженные фитоценозы которого располагаются вдоль берега мыса Шелин, занятого мокрым осоковым лугом с зарослями кустарника в прибрежной полосе.

Вдоль берегов основной акватории озера, от дельты р. Кубены до устья р. Порозовицы, у уреза воды расположены отдельные фитоценозы тростника площадью в среднем по 300–500 м². В 50–100 м от уреза воды тянется прерывающаяся полоса горца земноводного, ширина которой колеблется от 60 до 80 м. На расстоянии 300–400 м от берега вдоль о. Токшинского идет непрерывная полоса *Potamogeton perfoliatus*, которая за устьем р. Уфтьюги разбивается на отдельные массивы длиной до 1 км и шириной около 100 м. В глубоко врезанном заливе при устье р. Порозовицы, длина которого около 3 км при ширине 2 км, наблюдается большое разнообразие группировок.

Заращение оз. Кубенского макрофитами вдоль юго-западного берега, на участке от устья р. Порозовицы до устья р. Пучки, до-

вольно однообразно. В удалении примерно на 100 м от уреза воды распространены фитоценозы горца земноводного. Как правило, пятно горца указывает на впадение близ этого места речки или ручья, приносящих более минерализованную и обогащенную биогенными элементами воду. Фитоценозы горца перемежаются с группировками рдеста пронзеннолистного, удаленными от берега на большее расстояние.

Около устьев притоков водная растительность более разнообразна. Здесь наблюдаются сообщества хвоща приречного, жерушника земноводного, стрелолиста обыкновенного, ситяга болотного. Площадь каждого из перечисленных сообществ обычно составляет десятые доли гектара. Несколько большие площади при впадении рек в озеро занимают осочники. Тростниковые группировки встречаются только на отмелях у устьев рукавов самой крупной реки, впадающей с юго-запада, — Бол. Ельмы, а также при впадении р. Пучки. Заросли тростника, состоящие из отдельных массивов, занимают площадь около 80 га.

Прибрежья южной части озера зарастают более интенсивно по сравнению с центральной частью. Южнее устья р. Пучки на расстояние 3–4 км тянется полоса тростниковых группировок шириной до 60 м. Еще два массива тростника, но меньшей площади, отмечены у впадения рек Водлы и Шуи. С внешней стороны к ним примыкают фитоценозы горца земноводного, переходящие южнее устья р. Водлы в сплошную полосу, тянущуюся с небольшими перерывами почти до истока р. Сухоны. В сторону озера горец сменяется поясом рдеста пронзеннолистного, который вновь уступает место полосе горца. Ширина каждой из полос — около 300–350 м. Около истоков проток Бол. и Мал. Пучкаса заболоченные и поросшие осокой острой берега оконтуривает полоса стрелолиста обыкновенного, ширина которой 20–30 м, и состоящие из отдельных фитоценозов площадью 800–1000 м² каждый массивы тростника, общая площадь которых около 5 га.

Более разнообразно зарастание залива в истоке р. Сухоны за мысом Титлин. Сам мыс Титлин покрыт осоковыми группировками, сложенными осокой острой. Со стороны озера и со стороны залива вдоль берегов идут довольно сжатые чистые фитоценозы тростника обыкновенного. Тростниковые группировки тянутся в сторону истока р. Сухоны по песчаной отмели, являющейся продолжением мыса Титлин. Затем, за небольшой протокой, на отмели начинает господствовать группировка ситяга болотного. К ситягу примыкают фитоценозы ежеголовника ветвистого и манника водяного площадью по 500–650 м² каждый. Их опоясывает группировка стрелолиста (шириной до 30 м) довольно большой протяженности. Вся центральная часть залива заросла рдестом пронзеннолистным, сообщества которого занимают 80% акватории, и горцом земноводным. Среди погруженных и плавающих растений возвышаются кольцевые заросли камыша озерного (около 10 шт.) площадью по 200–300 м². Вдоль северного берега залива идет прерывистая

полоса тростника шириной 15–20 м, около которой – три фитоценоза камыша озерного (по 250–350 м²). По берегу вдоль уреза воды наблюдается узкая (7–10 м) полоса осоки острой.

Вдоль заболоченного берега, покрытого осоковыми сообществами, между устьем р. Кубены и истоком р. Сухоны (до мыса Титлин) протягивается узкая (до 20 м) прерывающаяся полоса тростниковых сообществ. На расстоянии примерно 50 м от уреза воды прерывистой полосой (шириной 40–50 м) идут фитоценозы горца земноводного, к которым с внешней стороны примыкает пояс зарослей рдеста пронзеннолистного. Сомкнутые фитоценозы этого растения чередуются с более разреженными. Между полосами горца и рдеста пронзеннолистного вклиниваются группировки рдеста разнolistного.

Завершая геоботаническую характеристику оз. Кубенского, необходимо подчеркнуть следующие особенности его зарастания.

1. В озере широкое развитие получили очень разреженные заросли рдеста блестящего, занимающие открытую акваторию в местах, где ослабевает волновое воздействие на дно водоема, и рдеста пронзеннолистного, протягивающиеся полосой вдоль берегов на некотором удалении от уреза воды – там, где ослабевает сила прибоя.

2. Широкое развитие получили группировки горца земноводного, распространение которых приурочено главным образом к устьям рек и других более мелких притоков озера.

3. Очень небольшое развитие получили группировки линеидов, среди которых господствуют сообщества тростника, площадь которых составляет 540 га.

4. Огромные площади на затопляемых в половодье территориях прибрежий и дельтовых островов занимают длительно поемные осоковые луга.

3.3. П р о д у к ц и я м а к р о ф и т о в

Во всех группировках макрофитов в различных районах озера для определения фитомассы и годовой продукции водных растений были взяты укусы. Фитомасса подземных частей растений не учитывалась, так как собрать нужный материал оказалось технически невозможным. Поэтому все приводимые ниже цифры и рассуждения относятся к фитомассе и годовой продукции надземных частей макрофитов.

Растения большей частью скашивались с площади в 1 м². В разреженных фитоценозах площадь, с которой брались укусы, увеличивалась до 4 м², а в группировках рдеста блестящего – в отдельных случаях даже до 10 м². Укусы высушивались в сушильном шкафу при температуре 105°, поэтому величины фитомассы и продукции макрофитов даются в абсолютно сухом весе.

Для подсчета годовой продукции использовались те же формулы, что и при обработке материалов по Онежскому озеру (Распопов, 1973). Было принято, что содержание органического углерода равно 40% от абсолютно-сухого веса укосов, а энергетический эквивалент 1 г органического углерода составляет 41.9 Джоуля (1 кал. = 4.19 Дж).

Итак, вес укосов рдеста блестящего колеблется в небольших пределах - от 25 до 40 г/м² при меньшем - в открытых частях озера. Широко распространенные заросли рдеста пронзеннолистного отличаются большими пределами колебаний веса укосов: от 20 г/м² в открытых частях до 140 г/м² в районе дельты р. Кубены. Широкой амплитудой колебаний отличается и фитомасса горца земноводного - от 50 до 256 г/м², при этом наименьший вес - у укосов, взятых в фитоценозах горца с рдестом блестящим в юго-восточной части озера, а наибольший - в группировке горца с рдестом разнолистным при устье р. Кубены.

Очень различны по продуктивности фитоценозы кубышки желтой - от 80 до 410 г/м². Из-за малой площади распространения фитоценозов кувшинки чисто-белой, телореза алоэвидного и ежеголовника ветвистого в зарослях этих растений было взято только по одному укосу, каждый из которых составил соответственно 704, 400 и 286 г/м². Укосы камыша озерного изменялись по весу от 230 до 940 г/м².

Фитоценозы стрелолиста обыкновенного в различных частях озера сильно отличаются друг от друга по продуктивности. Вес укосов колеблется от 32 до 120 г/м². В отличие от большинства других видов макрофитов вес укосов стрелолиста в дельте р. Кубены - наименьший, а в заливе при устье р. Порозовицы, в северной части озера, - наибольший.

Фитомасса ситняка болотного в соответствии с изменением сомкнутости растений в его группировках варьирует от 16 до 76 г/м². Фитомасса жерушника земноводного колеблется по озеру в более узких пределах - от 170 до 330 г/м².

Сообщества сусака зонтичного распространены главным образом в дельте р. Кубены, где фитомасса его растений равна 75 г/м². Фитоценозы хвоща приречного приурочены в основном к устьям рек. Наиболее продуктивны они в заливе при устье р. Порозовицы - 250 г/м². Фитомасса группировок тростника изменяется в широких пределах - от 486 до 1860 г/м². Максимальный вес - у укосов, взятых близ устья р. Уфтьги и у истока протоки Бол. Пучкас, а минимальный - в сообществах тростника, расположенных у открытого юго-западного берега и в оз. Токшинском.

Как было сказано выше, огромную площадь на затопляемых в половодье островах в дельте р. Кубены, а также на мысах Титлин, Шелин и на о. Токшинском занимают осоковые луга, интенсивно используемые местным населением для заготовки сена. В связи с тем что осоковые сообщества не относятся к типичной водной растительности, нами, к сожалению, собран ограниченный

материал по величине фитомассы осоки. Вес укосов осоки острой, сообщества которой доминируют на затопляемых побережьях оз. Кубенского, изменялся от 170 до 428 г/м², составляя в среднем 234 г/м². Самые продуктивные фитоценозы осоки острой описаны вблизи устья р. Ёды, а наименее продуктивные – в оз. Токшинском, на Заболотской гряде. Средний вес укосов осоки черной – 232 г/м².

В 1914 г. Н.В. Ильинским (1916) были обследованы осоковые луга в дельте р. Кубены. На участке между протоками Сигойма и Подлесная воздушно-сухой вес скошенных тогда с 1 м² растений оказался равным 380 г. В 1972 г. в том же районе дельты р. Кубены нами проведены повторные описания и скошены растения в группировке осоки ост ой, воздушно-сухой вес которых оказался ниже – 280 г/м². Нель я с уверенностью сказать, что понижение урожайности осоковых луг – процесс направленный. Прежде всего у нас нет сведений о точном месте взятия укосов Н.В. Ильинским, поэтому сравниваем вес укоса 1914 г. с весом укоса, отражающего среднюю фитомассу осокового луга, характерного для большого участка дельты р. Кубены. Кроме того, 1972 г. был годом маловодным, что могло повлиять на урожайность в сторону уменьшения. Наряду с этим Ф.А. Лядов (1956), например, отмечает общую тенденцию к снижению продуктивности осоковых лугов Вологодской области, которая могла затронуть и прикубенские озерные пожни.

С учетом среднего веса укосов, свойственного группировкам водных растений, строение которых неоднородно в различных частях озера, а также площадей, занятых зарослями различных видов растений, определена общая фитомасса макрофитов оз. Кубенского и рассчитана чистая годовая продукция (табл. 24).

Фитомасса высших водных растений озера близка 10 тыс. т абсолютно сухого вещества. Кроме того, почти 10.8 тыс. т фитомассы создают осоковые группировки. Однако мы не суммируем эти величины, так как осоковые луга в августе выходят из-под воды и скашиваются местным населением, следовательно, органическое их вещество, изъятое в виде осокового сена, не вступает в биотический круговорот в озере. Чистая годовая продукция макрофитов (без осоки) приближается к 14.6 тыс. т абсолютно-сухого вещества, что соответствует примерно 5.8 тыс. т органического углерода, а в энергетических единицах составляет 24 353 · 10¹⁰ Дж.

Основными создателями органического вещества являются воздушно-водные растения, в частности тростник обыкновенный. На их долю приходится 47.9% общей продукции, хотя площади, занимаемые группировками линейдов, составляют всего 8.5% общей площади зарастания. Значительный вклад в общую продукцию вносят нимфеиды, среди которых господствуют обширные заросли горца земноводного (38.4%). Группировки нимфеидов занимают 18% заросшей акватории озера. Наконец, огромные по площади и очень разреженные заросли рдеста блестящего (площадь 70 км²) и рдеста пронзеннолистного (площадь более 18 км²), занимающие в общей

Т а б л и ц а 24

Площадь сообществ макрофитов, фитомасса
и годовая продукция растений озера

Растение- эдификатор	Площадь, га	Фитомасса в абсолют- но сухом весе, ц	Годовая продукция		
			абсолютно сухой вес, ц	углерод, ц	Джоуди, 1·10 ³
<i>Potamogeton lucens</i>	7000	2100	2500	1000	4200
<i>P. perfoliatus</i>	1817	14540	17500	7000	29100
<i>P. heterophyllus</i>	175	686	825	330	1293
<i>Polygonum amphibium</i>	1964	22840	55000	22000	92000
<i>Nuphar luteum</i>	0,6	18	50	20	84
<i>Nymphaea candida</i>	0,1	6	18	7	29
<i>Stratiotes aloides</i>	0,1	4	5	2	9
<i>Scirpus lacustris</i>	85,3	2850	3400	1370	5740
<i>Glyceria maxima</i>	0,8	13	20	8	34
<i>Sparganium ramosum</i>	0,7	20	25	10	42
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	209	1170	1400	560	2340
<i>Eleocharis palustris</i>	18,7	103	125	50	210
<i>E. acicularis</i>	3,1	5	6	2	9
<i>Rorippa amphibia</i>	75	1675	2000	800	3350
<i>Butomus umbellatus</i>	25	188	225	90	377
<i>Equisetum fluviatile</i>	11,8	286	364	146	612
<i>Phragmites communis</i>	540	52230	62200	24800	104000
	11926,2	98734	145663	58205	243529

Процент зарастания озер и годовая продукция макрофитов, выраженная в органическом углероде

Озеро	Зарастание, %	Органический углерод			
		т	г/м ²		
			на всю площадь акватории	на пло- щадь за- рослей	
Кубенское	без учета зарос- лей <i>Potamo-</i> <i>geton lucens</i>	12.5	4820	12.1	114.4
	с учетом зарослей <i>P. lucens</i>	30.0	5820	14.6	48.4
Воже	18.0	14400	35.6	190.0	
Лача	48.0	19200	60.0	115.7	
Онежское	0.24	2800	0.28	118.7	
Ладожское	0.6	21200	1.2	204.0	

сложности 73.5% зарастающей водной поверхности, дают всего 13.7% годовой растительной продукции.

Для того чтобы иметь возможность сравнивать годовую продукцию макрофитов с продукцией других групп растительных и животных организмов, целесообразно пересчитать ее на единицу площади озера.

Чистая годовая продукция высших водных растений на 1 м² площади оз. Кубенского достигает 36.2 г абсолютно сухого веса, или 14.6 г органического углерода, что также соответствует 145.4 ккал. (=609 кДж). Для сравнения укажем, что чистая годовая продукция фитопланктона составляет 480-600 ккал./м² (2000-2500 кДж/м²), а перифитона - 70-85 ккал./м² (300-360 кДж/м²). Таким образом, в общем балансе годовой первичной продукции на долю макрофитов приходится 18%, фитопланктона - 72% и на перифитон - 10%.

Хотелось бы подчеркнуть то обстоятельство, что органическое вещество, заключенное в макрофитах, после их отмирания в основном не разносится по всему водоему, а вступает в биотический круговорот в пределах зоны мелководий. Таким образом, крайне желательно подсчитывать годовую продукцию, приходящуюся на 1 м² зарослей водных растений (табл. 25). В оз. Кубенском на 1 м² зарослей ежегодно производится 48.4 г углерода. Если же исключить площадь и продукцию очень разреженных, расположенных в центральной части озера фитоценозов рдеста блестящего, то величина годовой продукции на 1 м² прибрежных зарослей выразится цифрой 114.4 г углерода.

В целом, если проанализировать цифры, помещенные в последней колонке табл. 25, то поражают очень близкие величины годовой продукции макрофитов крупных озер Северо-Запада СССР.

Л и т е р а т у р а

- Б о б р о в с к и й Р.В. К истории ботанических исследований Вологодской области. – Учен. зап. Вологодск. гос. пед. ин-та, 1959, т. 24, сер. естественно-географическая, с. 3–92.
- В о р о н ц о в Ф.Ф. Волнения на озере. – В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 14–15.
- И л ь и н с к и й Н.В. Луга в долине реки Кубины (Кадниковский уезд Вологодской губернии). Вологда, 1916. 72 с.
- И л ь и н с к и й Н.В. Сенокосные угодья по берегам Кубенского озера (Вологодский и Кадниковский уезды Вологодской губернии). – В кн.: Материалы по изучению и использованию производительных сил Северного края. Вып. 3. Вологда, 1922, с. 1–82.
- К о з л о в а Г.И. Основные формации лугов Вологодской области и их связь с условиями среды. – Вестн. ЛГУ, сер. геологии и географии, 1963, вып. 1, № 6, с. 71–82.
- Л я д о в Ф.А. Природные ресурсы области и задачи по их использованию. – В кн.: Труды научной конференции по изучению Вологодской области. Вологда, 1956, с. 21–42.
- О з е р о К у б е н с к о е. Ч. I. Гидрология. Л., 1977. 307 с.
- Р а с п о п о в И.М. Фитомасса и продукция макрофитов Онежского озера. – В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 123–142.
- Т и т е н к о в И.С. Рыбохозяйственное значение Кубенского озера. – В кн.: Рыболовство на Белом и Кубенском озерах. Вологда, 1955, с. 111–140.
- Ш е н н и к о в А.П. Материковые и озерные луга Олонецкой губернии. – В кн.: Материалы по организации и культуре кормовой площади. Вып. 9. СПб., 1914. 86 с.
- Ш е н н и к о в А.П. Сведения о водной осоке (*Carex aquatilis* Wahlb.) и об ее местообитаниях в районах Вологодской областной сельскохозяйственной опытной станции. – В кн.: Материалы Вологодской областной с.-х. станции. Вып. 2. Вологда, 1925, с. 98–107.

ВОДОРΟΣЛИ ОБРАСТАНИЙ ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Пробы перифитона отбирались по всей акватории озера на 93 станциях, расположение которых диктовалось характером распространения группировок высших водных растений. Поскольку каменистые берега занимают незначительную площадь в районе островов Чечино и Каменного, а также в заливе у устья р. Уфтюги, основное внимание было уделено изучению обрастаний на макрофитах, заросли которых занимают 120 км² (без учета площадей, занимаемых осочниками), что составляет 30% площади озера (гл. 3, наст. изд.). Пробы отбирались с 17 наиболее массовых видов макрофитов: *Carex acuta* L., *C. gracilis* Curt., *Phragmites communis* Trin., *Scirpus lacustris* L., *Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb., *Sium latifolium* L., *Eleocharis palustris* (L.) R. Br., *Equisetum fluviatile* L., *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *Sagittaria sagittifolia* L., *Butomus umbellatus* L., *Polygonum amphibium* L., *Nuphar luteum* (L.) Sm., *Nymphaea candida* Presl., *Potamogeton heterophyllus* Schreb., *P. lucens* L., *P. perfoliatus* L.

Для уточнения видового состава водорослей обрастаний готовились постоянные препараты диатомовых.

Биомасса группировок перифитона определялась прямым взвешиванием на мембранных фильтрах № 5. Для получения абсолютно сухого веса пробы высушивались при температуре 105⁰, а для беззольного — сжигались при температуре 600⁰. Потеря веса при прокаливании принималась за содержание органического вещества.

В 1974 г. проводилось определение первичной продукции перифитона скляночным методом в его кислородной модификации. Пробы перифитона, отобранные в зависимости от интенсивности обрастания с площади субстрата, изменявшейся от 10 до 160 см², помещались в литровые круглодонные колбы и экспонировались сутки на двух горизонтах — 0.5 и 1.0 м. Установки крепились по краю зарослей или в разреженных группировках, чтобы избежать сильного затенения высшими водными растениями. После суточной экспозиции часть воды оттеживалась в склянки, где кислород фиксировался. Оставшийся в колбе осадок просматривался под микроскопом. В этом случае биомасса перифитона определялась расчет-

¹ Глава написана М.А. Рычковой.

ным методом с последующим ее пересчетом на 1 м² площади. Проведено 8 серий определений первичной продукции.

Параллельно по следующей методике определялось содержание хлорофилла в водорослях. Пробы, собранные с определенной площади субстрата, отфильтровывались на мембранный фильтр № 6. Осадок высушивался в темноте и сохранялся в течение двух недель в эксикаторе с силикогелем при нулевой температуре. Затем осадок вместе с фильтром растворялся в 90%-ном ацетоне; полученный экстракт доводился до определенного объема (10 мл) ацетоном и обрабатывался на спектрофотометре СФ-4А.

Длины волн, при которых отсчитывалась оптическая плотность, а также формула для вычисления концентрации пигментов при определении хлорофилла, брались из методического пособия ЮНЕСКО (UNESCO, 1966). В качестве контроля использовался раствор одного чистого мембранного фильтра в 10 мл 90%-ного ацетона. Дальнейший расчет количества хлорофилла на единицу площади производился по формуле, взятой из руководства, составленного Слаком и др. (Slack a. oth., 1973).

В 1972 г. содержание хлорофилла „а“ было определено на 28 станциях. На них же определялась биомасса группировок перифитона в абсолютно сухом и беззольном весе и рассчитывалось относительное содержание хлорофилла „а“ в этих группировках. К сожалению, из-за невозможности проводить определение содержания хлорофилла „а“ непосредственно в полевых условиях мы не могли применять методику Лоренцена (Lorenzen, 1967), позволяющую различать активный хлорофилл и феопигменты.

Изучение перифитона оз. Кубенского проводилось в июле-августе 1972 г. и в июле 1974 г. Надо отметить, что 1972 г. был необычным - стояла сухая, очень жаркая погода. Температура воздуха в июле была на 3.6⁰, а в августе - на 4.1⁰ выше средней многолетней, а воды - на 8.4 и на 4.5⁰ выше нормы; средние месячные скорости ветра были ниже средних многолетних на 1.0-1.2 м/сек. (Изотова, 1974; Тихомиров, Егоров, 1974). Средний уровень воды в 1972 г. был ниже среднего многолетнего уровня на 45 см (Малинина, Татарина, 1974). Погодные условия лета 1974 г. были близки к средним многолетним.

Летом 1972 г. нитраты, нитриты и фосфаты практически отсутствовали в воде. Содержание кремния в эти месяцы было 0.9-1.1 мг/л (0.54-1.93). Количество его зимой увеличивалось в 3-4 раза. Содержание кислорода в воде было 7.45-9.77 мг/л, что составляло 74-94% насыщения. Реакция воды слабощелочная, рН = 7.4-7.79 (Шерман, 1974). Но, к сожалению, все эти данные относятся к открытой части озера, где макрофиты либо совсем отсутствуют, либо создают очень разреженные группировки (по 1-2 растения на несколько м²). В затишных мелководных заливах интенсивное развитие высшей водной растительности и обрастаний, очевидно, существенно влияет на многие гидрохимические показатели.

В перифитоне оз. Кубенского встречено 147 видов водорослей, из них 22 - синезеленые, 1 - золотистая, 91 - диатомовые, 33 - зеленые (см. прилож. 1).¹ По видовому разнообразию наиболее многочисленны в перифитоне диатомовые - около 60%, но по численности и биомассе они значительно уступают синезеленым и зеленым, из которых массового развития достигали *Gloeotrichia intermedia*² и нитчатки *Bulbochaete* sp., *Mougeotia* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp. и *Zygnema* sp. Из диатомовых в перифитоне наиболее часто встречались водоросли *Achnanthes minutissima*, *A. minutissima* var. *cryptoccephala*, *Cymbella ventricosa*, *Epithemia zebra*, *E. zebra* var. *porcellus*, *E. zebra* var. *saxonica*, *Eunotia valida*, *E. pectinalis* var. *ventralis*, *Fragilaria construens*, *F. crotonensis*, *F. capucina*, *Gomphonema constrictum*, *G. longiceps* var. *montanum* f. *suecicum*, *Synedra ulna* и *S. vaucheriae*.

Поскольку каменные субстраты имеют ограниченное распространение в озере, с них было отобрано всего три пробы, анализ которых показал, что на глубине 20-50 см при преобладании в обрастаниях *Spirogyra* sp., *Bulbochaete* sp. и *Oedogonium* sp. встречены диатомовые - *Synedra*, *Gymbella* и *Fragilaria*. На глубине более 50 см в перифитоне доминировали диатомовые: *Achnanthes minutissima*, *Asterionella formosa*, *Cymbella ventricosa*, *Fragilaria crotonensis*, *Gyrosigma acuminatum*, *Synedra ulna*. Численность клеток была невелика, а биомасса группировок водорослей обрастаний составляла в среднем 0.41 (от 0.17 до 0.66) мг/см².³ Только на каменистых берегах о. Каменный были встречены колонии *Tetraspora gelatinosa* размером до 5 мм.

Летом 1973 г. в перифитоне на макрофитах отмечалось доминирование синезеленых, главным образом *Gloeotrichia intermedia*, которая образовывала шаровидные колонии размером до 8-12 мм и массой до 90 мг каждая (в сыром весе). Так, на 40% всех станций, расположенных по краю зарослей макрофитов, доля синезеленых составляла большую часть обрастаний на высших водных растениях. Биомасса таких группировок варьировала от 0.5 до 1.5 мг/см².

В мелководных заливах или за барьерами линеидов, в защищенных от ветра местах - в истоке р. Сухоны, в устье р. Уфтюги, в дельте р. Кубены, в оз. Токшинском - в перифитоне доминировали нитчатки: *Bulbochaete* sp., *Oedogonium* sp., *Spirogyra* sp. Обрастание было обильным, биомасса группировок достигала 5-7 мг/см². Реже здесь доминировали синезеленые -

² фамилии авторов при видовых названиях водорослей приведены в приложении.

³ Здесь и далее в главе биомасса дана в абсолютно сухом весе.

Gloeotrichia intermedia и *Sphaeronostoc coeruleum*. Вес отдельных колоний последнего вида достигал 2–3 г сырого веса. А общий вес колоний, собранных с подводных листьев одного экземпляра поручейника широколистного (*Sium latifolium*), составил 300 г (в сыром весе).

Видовой состав перифитона оз. Кубенского имеет много общего с альгофлорой обрастаний других озер средней полосы Союза, таких как Псковско-Чудское, Белая Струга под Псковом, Глубокое (Ассман, 1953; Лаугасте, 1966; Недоспасова, 1966). Для оз. Глубокое, например, в 1955 г. было характерно массовое развитие *Rivularia*: „стебли всех макрофитов были сплошь покрыты слизистыми чехлами из колоний этой водоросли“ (Щербаков, 1967, с. 270).

Перифитон оз. Кубенского сильно отличается от перифитона Онежского. В последнем в течение всего вегетационного периода доминируют диатомовые – *Tabellaria*, *Cymbella*, *Synedra*, *Achnanthes*, *Fragilaria*. На оз. Кубенском численность *Tabellaria flocculosa* не превышала 70 тыс. кл./см², а на Онежском – это одна из массовых водорослей перифитона численностью 1500–2000 тыс. кл./см². Не была встречена в оз. Кубенском и *Didymosphenia geminata*, имеющая широкое распространение в перифитоне Онежского.

В июле 1974 г. специальных работ с целью выяснения изменения видового состава и биомассы группировок перифитона не проводилось, но результаты анализа проб, отобранных на фотосинтез с горца земноводного и тростника обыкновенного как в открытой части озера, так и в заливе при устье р. Уфтуги, существенно отличаются (и по видовому составу и по биомассе) от таковых лета 1972 г. На макрофитах, растущих в открытой части озера, не было отмечено массового развития *Gloeotrichia intermedia*. В то же время возросла роль диатомовых: *Achnanthes minutissima*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis*, *F. construens* и *F. intermedia*. В затишных местах из зеленых водорослей чаще всего встречались *Bulbochaete* sp., *Oedogonium* sp., *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum boryanum* и *P. tetras*, *Coleochaete scutata*. Биомасса синезеленых водорослей ни на одной из станций не превышала 30% веса группировки, биомасса диатомовых на различных станциях колебалась от 20 до 95%, зеленых – от 20 до 65% общего веса водорослей. Биомасса была получена расчетным способом. Объемы и веса руководящих видов водорослей приведены в табл. 26.

В 1972 г. биомасса группировок перифитона на различных субстратах определялась с целью дальнейшего расчета биомассы перифитона для всего озера в целом (табл. 27). Средние ее величины показывают, что обрастание стеблей и листьев у различных видов растений неодинаково. Наиболее сильно оно у амфибид (стрелолист обыкновенный, жерушник земноводный и горец земноводный). В то же время пределы колебаний биомассы говорят о том, что

Объемы и веса руководящих видов водорослей
озера (В - высота, Д - длина, Ш - ширина)

Вид	Средние размеры, мк	Средний объем, мк ³	Средний вес, 10 ⁻⁹ г	Форма
<i>Achnanthes minutissima</i> Kütz.	В - 16 Д - 3	113	0.113	Цилиндр
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	В - 48 Д - 40	576	0.576	Параллелепипед
<i>Cymbella helvetica</i> Kütz.	Д - 152 Ш - 29	67032	67.032	Эллипсоид
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Grun.	Д - 72 Ш - 17	10886	10.886	"
<i>C. ventricosa</i> Kütz.	Д - 28 Ш - 11	1764	1.764	"
<i>Epithemia zebra</i> (Ehr.) Kütz.	Д - 70 Ш - 22.4	17730	17.73	"
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	В - 66 Д - 4	1294	1.294	Цилиндр
<i>F. intermedia</i> Grün.	В - 36 Д - 4	452	0.452	"
<i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralf.	В - 16 Д - 6	452.1	0.452	"
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O. Müll.	В - 20 Д - 15	3532	3.532	"
<i>M. varians</i> Ag.	В - 26 Д - 12	2939	2.939	"
<i>Rhopalodia parallela</i> (Grun.) O. Müll.	Д - 83.3 Ш - 20	17165	17.165	Эллипсоид
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	В - 235 Д - 8	11797	11.797	Цилиндр
<i>S. capitata</i> Ehr.	В - 90 Д - 6	2543	2.543	"
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	Д - 54 Ш - 10.8	4320	4.32	Параллелепипед
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	Д - 29 Ш - 19.9	4959	4.959	"
<i>Coleochaete scutata</i> Bréb.	В - 5 Д - 420	692370	692.4	Цилиндр (колония)
<i>Bulbochaete</i> sp.	В - 38 Д - 22	14440	14.44	Цилиндр

Т а б л и ц а 26 (продолжение)

Вид	Средние размеры, мк	Средний объем, мк ³	Средний вес, 10 ⁻⁹ г	Форма
<i>Oedogonium</i> sp. I	В - 130 Д - 22	49392	49.39	Цилиндр
<i>Oedogonium</i> sp. II	В - 88 Д - 17	19963	19.96	"
<i>Oedogonium</i> sp. III	В - 68 Д - 11	6458	6.458	"
<i>Spirogyra</i> sp. I	В - 86 Д - 11	8168	8.168	"
<i>Spirogyra</i> sp. II	В - 67 Д - 27	38341	38.34	"
<i>Spirogyra</i> sp. III	В - 184 Д - 23	76407	76.407	"
<i>Spirogyra</i> sp. IV	В - 247 Д - 42	342030	342.0	"
<i>Zygnema</i> sp.	В - 66 Д - 10	5181	5.18	"
<i>Pediastrum boryanum</i>	В - 5 Д - 64	16076	16.076	Цилиндр (колония)
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Д - 16 Ш - 8	602	0.6	

Т а б л и ц а 27

Биомасса группировок перифитона на различных субстратах
(июль 1972 г.)

Субстрат	Биомасса, мг/см ² абсолютно сухого веса		Число станций
	средняя для озера	пределы колебаний	
<i>Phragmites communis</i>	0.68	0.00-0.57	16
<i>Glyceria maxima</i>	0.80	0.40-1.20	2
<i>Carex acuta</i>	0.30	0.00-0.62	4
<i>Scirpus lacustris</i>	0.48	0.10-3.12	7
<i>Eleocharis palustris</i>	0.48	0.00-1.57	6
<i>Equisetum fluviatile</i>	0.55	0.41-0.75	3
<i>Butomus umbellatus</i>	0.40	-	1
<i>Sium latifolium</i>	0.28	-	1

Т а б л и ц а 27 (продолжение)

Субстрат	Биомасса, мг/см ² абсолют- но сухого веса		Число станций
	средняя для озера	пределы колебаний	
<i>Rorippa amphibia</i>	1.89	0.50-4.00	4
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	3.57	0.57-6.58	7
<i>Polygonum amphibium</i>	1.31	0.00-3.40	16
<i>Nuphar luteum</i>	0.28	0.00-0.55	4
<i>Potamogeton hetero- phyllus</i>	1.24	0.00-7.00	7
<i>P. perfoliatus</i>	0.63	0.00-2.16	12
<i>P. lucens</i>	0.37	-	1
Камни	0.41	0.17-0.66	3

не субстрат, а волновое воздействие является решающим фактором развития перифитона. Из сравнения данных по биомассе перифитона озер Кубенского, Лача, Воже и Онежского (Рычкова, 1975) видно, что средние значения этого показателя почти на всех макрофитах наиболее высоки у последнего (табл. 28).

Низкие средние значения биомассы группировок водорослей обрастаний оз. Кубенского объясняются в значительной степени ветровыми условиями, поскольку именно они и вызываемое ими волнение являются ведущими факторами, оказывающими влияние на развитие перифитона. Благодаря большой площади озера и его мелководности скорость ветра немногим более 5 м/сек. уже вызывает перемешивание водной массы до дна (согласно данным Ф.Ф. Воронцова), что, естественно, приводит к смыванию перифитона, а в июле и августе скорость ветра часто превышала 5 м/сек., достигая в отдельные дни 10 и даже 14 м/сек.

На Онежском озере из-за волнового воздействия макрофиты вдоль открытых берегов, как правило, не растут. А если и встречаются, то в виде очень разреженных зарослей, занимающих небольшие площади. Большая часть зарослей макрофитов располагается в защищенных от волнения заливах и за островами. Низкие средние значения биомассы группировок водорослей обрастаний оз. Кубенского в какой-то мере объяснимы еще и тем, что соотношение сырого и сухого веса очень меняется в зависимости от видового состава водорослей перифитона. На Онежском озере перифитон в основном формируют диатомовые, имеющие меньший процент усыхания, чем синезеленые и зеленые водоросли, доминирующие в перифитоне оз. Кубенского.

Немаловажным фактором, влияющим на количество водорослей в группировках перифитона, является выедание его зообентосом,

Т а б л и ц а 28

Биомасса перифитона (в мг/см²) на макрофитах
в различных озерах Северо-Запада СССР

Вид	Кубенское	Воже	Лача	Онежское
<i>Phragmites communis</i>	$\frac{0.68}{0.0-6.57}$	$\frac{0.67}{0.14-3.12}$	$\frac{1.18}{0.10-2.90}$	$\frac{1.60}{0.05-2.75}$
<i>Scirpus lacustris</i>	$\frac{0.48}{0.10-3.12}$	$\frac{0.76}{0.13-2.21}$	$\frac{0.77}{0.08-2.40}$	$\frac{0.73}{0.08-1.50}$
<i>Equisetum fluviatile</i>	$\frac{0.55}{0.45-0.75}$	-	-	$\frac{2.05}{1.37-3.66}$
<i>Polygonum amphibium</i>	$\frac{1.31}{0.0-3.40}$	$\frac{0.82}{0.25-1.40}$	$\frac{1.01}{0.9-1.2}$	$\frac{1.43}{1.0-1.86}$
<i>Nuphar luteum</i>	$\frac{0.28}{0.0-0.55}$	$\frac{0.69}{0.22-1.88}$	$\frac{1.54}{0.27-3.42}$	$\frac{1.32}{0.40-2.25}$
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	$\frac{0.63}{0.0-2.16}$	$\frac{0.22}{0.04-0.6}$	$\frac{0.47}{0.04-0.79}$	$\frac{1.42}{0.7-1.6}$
<i>P. lucens</i>	0.37	$\frac{0.39}{0.12-2.61}$	$\frac{0.49}{0.3-0.80}$	

П р и м е ч а н и е. В числителе - средние значения, в знаменателе - пределы колебаний.

Число растений на единицу площади
и средний их диаметр

Вид	Средний диаметр, см	Число растений на 1 м ²
<i>Phragmites communis</i> Trin.	1.1	37
<i>Scirpus lacustris</i> L.	0.9	46
<i>Equisetum fluviatile</i> L.	0.5	210
<i>Carex acuta</i> L.	0.2	170
<i>Glyceria maxima</i> (Hart.) Holmb.	1.0	54
<i>Butomus umbellatus</i> L.	0.5	11
<i>Eleocharis palustris</i> (L.) R. Br.	0.3	140
<i>Sium latifolium</i> L.	2.5	7
<i>Sagittaria sagittifolia</i> L.	0.2	180
<i>Rorippa amphibia</i> (L.) Bess.		(листьев) 418
<i>Polygonum amphibium</i> L.	0.3	(листьев) 40
<i>Nuphar luteum</i> (L.) Sm.	1.2	9
<i>Potamogeton heterophyllus</i> Schreb.	0.2	23
<i>P. perfoliatus</i> L.	0.3	62
<i>P. lucens</i> L.	0.3	37

в частности брюхоногими моллюсками. Согласно опубликованным данным, средняя скорость потребления перифитона отдельными видами моллюсков может достигать 0,432 мг беззольного веса вещества в сутки (Malone, Nelson, 1969; Elwood, Nelson, 1972). Численность же моллюсков на макрофитах оз. Кубенского в ассоциациях рдеста разнолистного, ежеголовника и камыша летом 1972 г. достигала 110–180 экз. на 1 м² зарослей (по данным Т.Д. Следухиной), тогда как в Онежском озере из-за малой минерализации его вод моллюски довольно редки.

В 1972 г. нами были проведены расчеты биомассы перифитона для всего озера. Вначале определялась биомасса обрастаний с 1 растения. Стебель растения принимался за цилиндр, измерялись его диаметр и высота. Площади погруженных и плавающих листьев определялись планиметром. Зная количество растений на 1 м² (табл. 29), мы определяли биомассу перифитона на 1 м² зарослей и затем на всю площадь, занятую макрофитами (табл. 30). Поскольку величины биомассы группировок перифитона существенно различались в зависимости от места обитания макрофитов, расчет биомассы перифитона проводился отдельно для открытой части озера

Биомасса перифитона на макрофитах

Вид	Площадь зарослей, га	Биомасса перифитона на 1 м ² зарослей, г	Биомасса перифитона, ц
<i>Phragmites communis</i>	540.0	7.45	377.20
<i>Glyceria maxima</i>	0.8	2.71	0.21
Виды родов <i>Carex</i>	4600.0	0.96	221.02
<i>Scirpus lacustris</i>	85.3	4.81	91.90
<i>Eleocharis palustris</i>	18.7	3.16	5.90
<i>Equisetum fluviatile</i>	11.8	9.06	10.70
<i>Butomus umbellatus</i>	25.0	0.14	0.34
<i>Rorippa amphibia</i>	75.0	7.99	59.25
<i>Sagittaria sagittifolia</i>	209.0	38.39	802.35
<i>Polygonum amphibium</i>	1964.0	9.87	1838.80
<i>Nuphar luteum</i>	0.6	1.42	0.30
<i>Potamogeton heterophyllus</i>	175.0	11.00	192.00
<i>P. perfoliatus</i>	1877.0	9.00	1635.30
<i>P. lucens</i>	7000.0	0.001	0.73

и для дельты р. Кубены. Так, биомасса перифитона на 1 м² зарослей тростника в открытой части озера была 7.45 г, а в дельте р. Кубены — 42.96 г, в зарослях камыша в озере — 4.81 г, а в дельте р. Кубены — 31.28 г.

Сравнением биомасс перифитона и макрофитов установлено, что обрастания на тростнике, камыше, сусаке составляют менее 1% (от 0.18 до 0.87%) от биомассы самих макрофитов; обрастания на ситняге, хвоще и жерушнике — 3–5%; на плавающих и погруженных растениях (горец земноводный, рдест пронзеннолистный) до 10%. Наиболее сильно обрастают подводные листья стрелолиста и рдеста разнолистного: биомасса перифитона на 1 м² зарослей этих растений иногда достигает 70–100% от биомассы самих макрофитов с этой же площади.

Общая биомасса перифитона на высших водных растениях в июле 1972 г. достигала 5240 ц, что составило 6% от биомассы макрофитов. В пересчете на всю акваторию озера это составляет 1.31 г/м², или 4.36 г на 1 м² общей площади зарослей и 10.48 г на 1 м² зарослей макрофитов, если исключить площадь, занятую разреженными фитоценозами *Potamogeton lucens*, где перифитон развит очень слабо.

Развитие перифитона в озере находится в прямой зависимости от наличия субстрата, пригодного для заселения водорослями обраст-

Т а б л и ц а 31

Интенсивность фотосинтеза перифитона
(в мг O_2 /м².сутки) в июле 1974 г.

Число месяца	Субстрат	Темпе- ратура воды, °С	Ф	Д	Ф-Д	Суточ- ный Р/В- коэффи- циент
9	Тростник	22.5	$\frac{347}{139}$	$\frac{202}{100}$	$\frac{145}{39}$	$\frac{0.053}{0.021}$
10	Горец	25.0	$\frac{441}{363}$	$\frac{160}{266}$	$\frac{281}{96}$	$\frac{0.077}{0.063}$
12	Тростник	22.5	$\frac{205}{87}$	$\frac{125}{73}$	$\frac{80}{14}$	$\frac{0.048}{0.021}$
13	Горец	22.5	$\frac{1376}{814}$	$\frac{768}{640}$	$\frac{608}{174}$	$\frac{0.177}{0.102}$
19	"	27.0	$\frac{81}{41}$	$\frac{118}{93}$	$\frac{-37}{-52}$	-
20	"	26.5	$\frac{42}{37}$	$\frac{37}{34}$	$\frac{5}{3}$	$\frac{0.44}{0.39}$
21	Тростник	25.0	$\frac{727}{368}$	$\frac{257}{250}$	$\frac{470}{118}$	$\frac{0.180}{0.098}$
22	"	25.0	$\frac{927}{263}$	$\frac{223}{188}$	$\frac{704}{75}$	$\frac{0.221}{0.063}$

П р и м е ч а н и е. Числитель - горизонт 0.5 м, знаменатель - 1 м.

таний. На Онежском озере биомасса перифитона на макрофитах составляла 4.7% от биомассы высших водных растений. Но поскольку на Онежском озере в литоральной зоне значительные площади составляют скалистые и каменисто-галечные грунты, пригодные для заселения водорослями обрастаний, биомасса перифитона в зоне его распространения (0-5 м) в августе 1970 г. достигала приблизительно 35 тыс. ц, что составляло уже 67% от биомассы макрофитов в озере.

Помимо установления величины биомассы несомненный интерес представляет определение годовой продукции перифитона. Тем не менее до настоящего времени не существует единой методики расчета годовой продукции перифитона. Г.Ф. Загоренко (1970), например, подсчитывает годовую продукцию обрастаний Братского водохранилища, состоящих в основном из прикрепленных водорослей, по максимальной за вегетационный период биомассе с учетом двух пиков ее развития – весеннего и осеннего. Большая же часть исследователей считает, что продукцию перифитона следует определять так же, как и продукцию фитопланктона (Wetzel, 1965; Szczepanska, 1970; Schindler a. oth., 1973, и др.).

На оз. Кубенском продукция перифитона определялась скляночным методом в его кислородной модификации. Определение первичной продукции кислородным методом проводилось в июле 1974 г., параллельно отбирались пробы на хлорофилл. Склянки крепились только на двух горизонтах – 0.5 и 1.0 м, поскольку нижний предел наиболее широко распространенных группировок макрофитов ограничен метровой изобатой. Полученные нами результаты (табл. 31) показывают, что максимальный фотосинтез отмечался на горизонте 0.5 м и составлял 1376 мг O_2 /м² сутки, а на горизонте 1.0 м – 727 мг O_2 /м².сутки. Минимальный фотосинтез составлял 42 мг O_2 /м².сутки на глубине 0.5 и 37 мг O_2 /м².сутки на глубине 1.0 м. Такое резкое расхождение величин связано с очень большой разницей в значениях биомассы на единицу площади и различиями в видовом составе. Биомасса варьировала от 0.17 до 24.05 г/м² (сырой вес) в зависимости от места произрастания макрофитов – в открытой части озера или в заливе у устья р. Уфтуги.

Проникающая радиация на горизонте 0.5 м менялась от 54.2 до 131.5 и на глубине 1.0 м – от 18.0 до 47.7 кал./см².сутки (по данным Э.М. Гореловой). Температура воды в период наблюдений изменялась незначительно – от 22.5 до 27°. На горизонте 1.0 м, куда доходит примерно 1/3 солнечной радиации, приходящей на горизонт 0.5 м, процессы образования органического вещества идут менее интенсивно и составляют 55 (28–82)% скорости фотосинтеза на горизонте 0.5 м. В июле месяце образование органического вещества преобладало над деструкцией и отношение Ф/Д было равно 1.8; только в одной серии наблюдений деструкция преобладала над интенсивностью фотосинтеза, что, очевидно, связано с отрицательным влиянием высокой температуры воды на диатомовые водоросли, доминировавшие в обрастании. Отношение чистой продукции к валовой составляло примерно 50(12–76)% на горизонте 0.5 м и 23(8–32)% на горизонте 1.0 м. Для сравнения укажем, что в перифитоне Братского водохранилища чистая суточная продукция составляла 78% валовой (Загоренко, 1970), а на р. Дунае – 79–44%, уменьшаясь с глубиной (Ertl, 1974).

Рассчитанные суточные Р/В-коэффициенты (при допущении, что органический углерод составляет 10% от биомассы перифитона в сыром весе, а чистая продукция – 80% от валовой, как это

Т а б л и ц а 32

Суточные Р/В-коэффициенты для перифитона различных
различных озер и водохранилищ

Водоем	Субстрат	Р/В-коэф- фициент	Источник
Озера			
Глубокое	Хвош	0.05	Ассман, 1953
Зеленецкое	Камни	0.27	Алимов, Никулина, 1974
Красное	"	0.07	Басова, 1975
"	Тростник	0.07	" "
Кубенское	Макрофиты	0.08	Собственные данные
Онежское	"	0.15	" "
"	Камни	0.19	" "
Водоохранилища			
Братское	Деревья, кусты	0.17	Загоренко, 1970
Новосибирское	Стекла	0.12	Левадная, 1975

принято для фитопланктона) для обрастаний на обоих видах макрофитов оказались довольно близки: на тростнике на глубине 0.5 м - 0.125 и на глубине 1.0 м - 0.05, на горце - соответственно 0.1 и 0.075. Поскольку интенсивность фотосинтеза перифитона определялась в обрастаниях двух видов макрофитов, наиболее широко распространенных в озере и являющихся основным субстратом для перифитона, средние значения Р/В-коэффициента для обрастаний на тростнике и горце были приняты как средние для всех группировок перифитона на высших водных растениях и равнялись на глубине 0.5 м - 0.11 и на глубине 1.0 м - 0.06. Среднее значение суточного Р/В-коэффициента для горизонта 0-1.0 м равно 0.082. Месячный коэффициент равен 2.54, а время оборачиваемости биомассы (turnover time) - 12 дней. Вегетационный период для перифитона, так же как и для макрофитов, был принят равным 150 дням. За сезон 1974 г. перифитон образовывал 64.84 г O_2/m^2 и его чистая продукция составляла 19.45 г С на 1 m^2 зарослей. Валовая продукция перифитона составила в 1974 г. 7.29 г С/ m^2 площади озера.

Полученный нами суточный Р/В-коэффициент несколько выше приводимого для перифитона оз. Глубокое и очень близок с Р/В-коэффициентом оз. Красного, но ниже, чем для перифитона озер Зеленецкого и Онежского, а также Братского водохранилища (табл.32).

Т а б л и ц а 33

Абсолютное и относительное содержание хлорофилла в пробах перифитона в июле 1974 г.

Число месяца	Chl „а”		Chl (а + b + с)	
	мг/м ²	% биомассы	мг/м ²	% биомассы
9	16.025	0.08	22.522	0.11
10	16.591	0.09	22.977	0.14
12	3.823	0.03	6.229	0.05
13	17.568	0.07	22.727	0.09
19	1.176	0.69	1.402	0.83
20	0.505	0.17	-	-
21	8.958	0.07	12.020	0.10
22	4.804	0.04	-	-

Если допустить, что скорость образования органического вещества в 1972 г. была такой же, как и в 1974 г., то за сезон продукция перифитона составила около 65 тыс. ц абсолютно сухого веса на всю акваторию озера, или 16.37 г/м², что составляет 7.84 г С/м².

Сведений относительно доли солнечной энергии, используемой перифитоном в процессе фотосинтеза, в литературе мало. Рассчитанный нами процент утилизации солнечной энергии на горизонте 0.5 м составлял 0.18% от приходящей на этот горизонт радиации, на горизонте – 1.0 м – 0.28%. В июле месяце на горизонте 0–1.0 м перифитон использовал 0.23 (0.1–1.0)% солнечной энергии, что значительно ниже данных, приводимых Эртли (Ertl, 1974) для перифитона р. Дуная – 1.07 (0.65–3.22)%.

Определение содержания хлорофилла „а” в группировках перифитона проводилось в августе 1972 г. и в июле 1974 г. Содержание хлорофилла в водорослях зависит от многих условий: освещенности, видового состава водорослей, их физиологического состояния, наличия биогенов в воде, возраста группировок обрастаний и др. Содержание хлорофилла „а” в перифитоне оз. Кубенского в среднем составляет 0.15 (0.03–0.69)% биомассы перифитона в сыром весе (табл. 33). Низкое относительное содержание хлорофилла, очевидно, обусловлено и почти полным отсутствием биогенов в воде в летние месяцы и тем, что пробы на хлорофилл отбирались только в верхнем метровом, хорошо освещенном горизонте.

Принято считать, что относительное содержание хлорофилла „а” составляет 1.3% биомассы беззольного веса (Sladeček, Sladečková, 1963). В августе 1972 г. содержание хлорофилла „а” в группировках перифитона в открытой части озера составляло

1.17%, а в дельте р. Кубены – 3.0% биомассы беззольного веса. Такая существенная разница в относительном содержании хлорофилла, очевидно, связана с возрастом группировок, ибо установлено, что с их возрастом увеличивается относительное и абсолютное содержание хлорофилла „а” (Margalef, 1960; Anderson, 1968; Szczepanska, 1970, и др.).

Параллельное определение первичной продукции кислородным методом и хлорофилла, осуществленное 1974 г., позволило нам рассчитать суточные ассимиляционные числа (САЧ) – показатель фотосинтетической активности водорослей перифитона. Среднее значение САЧ для перифитона в июле месяце равнялось 23, колебания его было значительны – от 6.5 до 58. Рассчитанные посредством САЧ суточные Р/В-коэффициенты на горизонте 0.5 м оказались очень близкими Р/В-коэффициентам, полученным скляночным методом.

В связи с тем что одновременно с перифитоном велось изучение высшей водной растительности и фитопланктона, оказалось возможным рассчитать долю каждого из продуцентов в новообразовании органического вещества за 1972 г. Согласно данным Н.Ю. Сенатской (гл. 5, наст. изд.), чистая продукция фитопланктона была около 600 ккал./м², продукция макрофитов – 150 ккал./м² и продукция перифитона – 85 ккал./м². Таким образом, фитопланктон составляет 72%, макрофиты – 18% и перифитон – 10% в общем балансе органического вещества в оз. Кубенском. Доля каждого из продуцентов в общем балансе зависит в первую очередь от типа водоема: в глубоководном озере возрастает роль фитопланктона и уменьшается значение макрофитов и перифитона, в мелководных – значимость последних увеличивается.

Наши данные мы можем сравнить с данными по оз. Глубокому, где продукция перифитона составляет 7%, фитопланктона – 68% и макрофитов – 25% в общем балансе первичной продукции (Щербаков, 1967). Менее 1% составляет продукция перифитона в биотическом балансе оз. Красного (Карельский перешеек), что обусловлено слабым развитием макрофитов в озере, заросли которых занимают около 3% площади озера, и небольшой площадью крупнозернистых донных отложений. Продукция перифитона и микрофитобентоса составляет 5.5% в биотическом балансе, что несколько меньше, чем продукция макрофитов – 6.5%, фитопланктон дает 88% (Андроникова, Драбкова, 1975). В оз. Зеленецком (Кольский п-ов) макрофиты практически отсутствуют и продукция перифитона составляет 27% (Алимов и др., 1974). В литоральной зоне оз. Миколайки (Польша) продукция перифитона составляет 23%, макрофитов – 57% и фитопланктона – 20% от общей первичной продукции (Szczepanska, 1970). В пересчете на все озеро роль перифитона скромнее.

В сравнении с макрофитами перифитон дает 40% от их продукции в оз. Глубоком (заросли высших водных растений занимают 8% площади озера) и 50% в оз. Кубенском (заросли макрофитов занимают 30% площади озера).

Сравнивая наши данные с имеющимися в литературе сведениями по перифитону озер, можно сделать заключение, что в мелководных озерах с хорошо развитой высшей водной растительностью продукция перифитона составляет около 10% в общем балансе первичной продукции и около 50% от продукции макрофитов.

Л и т е р а т у р а

- А л и м о в А.Ф., Н и к у л и н а В.Н. Продуктивность сообществ обрастаний в оз. Зеленецком. – Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 2, с. 29–35.
- А н д р о н и к о в а И.Н., Д р а б к о в а В.Г. Биотический баланс озера. – В кн.: Биологическая продуктивность оз. Красного и условия ее формирования. Л., 1975, с. 192–198.
- А с с м а н А.В. Роль водорослевых обрастаний в образовании органического вещества в Глубоком озере. – Тр. ВГБО, 1953, т. 5, с. 138–157.
- Б а с о в а С.Л. Состав, распределение и продуктивность перифитона и микрофитобентоса. – В кн.: Биологическая продуктивность оз. Красного и условия ее формирования. Л., 1975, с. 104–120.
- З а г о р е н к о Г.Ф. Формирование растительного перифитона Братского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Иркутск, 1970. 23 с.
- И з о т о в а А.Ф. Особенности метеоусловий открытого периода 1972 г. и его положение в многолетнем ряду. – В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 5–7.
- Л а у г а с т е Р. Данные по альгофлоре и сезонной динамике водорослей Чудско-Псковского озера. – В кн.: Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского озера. Таллин, 1966, с. 49–70.
- Л е в а д н а я Г.Д. Методы исследования фитобентоса континентальных водоемов. – Гидробиол. журн., 1975, т. XI, № 3, с. 85–90.
- М а л и н и н а Т.Г., Т а т а р и н о в а Т.А. Уровенный режим и водный баланс. – В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 11–13.
- Н е д о с п а с о в а Г.В. Диатомовые водоросли в эпифитоне озера Белая Струга. – В кн.: Малые озера Псковской и смежных областей и их использование. Псков, 1966, с. 79–80.
- Р ы ч к о в а М.А. Перифитон литоральной зоны Онежского озера. – В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 123–137.
- Т и х о м и р о в А.И., Е г о р о в А.Н. Температурный режим озера и его возможные изменения. – В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 7–9.

- Ш е р м а н Э.Э. Предварительная характеристика гидрохимического режима. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 16-18.
- Ш е р б а к о в А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 379 с.
- A n d e r s o n R.R. The evaluation of species composition as a qualitative factor in primary productivity. - Chesapeake Sci., 1968, v. 10, N 3-4, p. 307-312.
- E l w o o d J.W., N e l s o n D. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a P³² material balance method. - Oikos, 1972, v. 23, N 3, p. 295-303.
- E r t l M. Primarna produkcia perifytonu v strednom toky Dunaja. - Biologicke Prace, 1974, v. XX, N 6, p. 1-98.
- L o r e n z e n C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations. - Limnol. Oceanogr., 1967, v. 12, N 2, p. 343-346.
- M a l o n e C., N e l s o n D. Feeding rates of freshwater snails (*Goniobasis clavaeformis*) determined with cobalt⁶⁰. - Ecology, 1969, v. 50, N 5, p. 728-730.
- M a r g a l e f R. Methode d'extraction des pigments dans l'étude de la vegetation benthique. - Annales Sta. Centr. Hydrobiol., Appl. 8, 1960, S. 99-164.
- S c h i n d l e r D.W., F r o s t V.E., S c h m i d t R.V. Production of epilithiphyton in two lakes in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. - J. Fish. Res. Board Canada, 1973, v. 30, N 10, p. 1511-1524.
- S l a c k K.V., A v e r e t t R.C., G r e e s o n P.E., L i p s c o m b R.G. Methods for collection and analysis of aquatic biological and microbiological samples. - Techniques of waterresources investigations of the United States Geological Survey, Book 5, Chapter A-4, 1973, p. 1-165.
- S l a d e č e k V., S l a d e č k o v a A. Limnological study of the reservoir Sedlice near Zeliv. XXIII. Periphyton production. - Technologie vody, 1963, 7(2), p. 77-133.
- S z c z e p a n s k a W. Periphyton of several lakes of the Masurian Lakeland. - Pol. Arch. hydrobiol., 1970, 17(30), N 3, p. 397-418.
- S z c z e p a n s k i A. Production of reed periphyton in various types of lakes. - Bull. Akad. pol. sci., ser. sci. biol., 1968, 16, p. 359-362.
- U N E S C O. Determination of photosynthetic pigments in seawater. - In: Monographs on oceanographic methodology. 1. Paris. 1966, p. 3-66.

- W e t z e l R.G. A comparative study of primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in large, shallow lake. - Inter. Rev. ges. Hydrobiol., 1964, v. 49, Hft. I, p. 1-64.
- W e t z e l R.G. Techniques and problems of primary productivity measurement in higher aquatic plants and periphyton. - In: Proceedings of the IBP Symposium on primary productivity in aquatic environments. Pallanza, Italy, April 1965. 1965, p. 249-270.

ФИТОПЛАНКТОН И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ
ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Наблюдения за фитопланктоном велись по стандартной сети станций (21 станция) один раз в месяц и на ст. № 4, расположенной в центральной части озера, ежедекадно (рис. 1). На последней параллельно с отбором проб фитопланктона велись измерения фотосинтеза водорослей и содержания хлорофилла. За период работ было отобрано 230 сетных проб для определения видового состава водорослей и 420 батометрических проб для оценки количественного развития фитопланктона. Было поставлено 45 серий на фотосинтез и взято 227 проб на хлорофилл.

Для количественного учета фитопланктона использовался осадочный метод. Пробы просчитывались в камере Нажотта объемом 0,05 см³. Массовые формы водорослей измерялись, и для них вычислялся индивидуальный вес (Киселев, 1956). Число клеток фитопланктона и их биомасса пересчитывались на единицу объема и площади водоема. При изучении планктона учитывались все оказавшиеся в пробе водоросли, в том числе факультативно-планктонные и донные, поскольку и последние, попадая в толщу воды, продолжают фотосинтезировать и таким образом участвуют в создании первичной продукции.

Первичная продукция измерялась скляночным методом в его кислородной модификации (Винберг, 1960).

Для определения содержания хлорофилла планктон концентрировался фильтрацией через мембранный фильтр № 6, предварительно обработанный кипячением в дистиллированной воде. Фильтры с планктоном высушивались и хранились под силикогелем в затемненном месте. Затем фильтры экстрагировались в соответствующем объеме 90%-ного ацетона. Экстинкция экстракта определялась на спектрофотометре СФ 4-а. Расчеты велись по формулам, предложенным рабочей группой № 17, созданной при ЮНЕСКО (UNESCO, 1966).

1

Глава написана Н. Ю. Сенатской.

5.1. Флористический состав и численность фитопланктона

За период исследований в планктоне оз. Кубенского было отмечено 224 таксона водорослей рангом ниже рода, которые в систематическом отношении распределялись следующим образом:

Cyanophyta	- 40 (18%)
Chrisophyta	- 7 (3%)
Bacillariophyta	- 83 (37%)
Xanthophyta	- 5 (2%)
Pirrophyta	- 7 (3%)
Euglenophyta	- 11 (5%)
Chlorophyta	- 71 (32%)

Среди водорослей, встреченных в планктоне озера, 156 (70%) составляют истинно планктонные формы и 68 (30%) - случайно планктонные, из которых 17% приходится на долю донных форм и 13% - на долю перифитонных. Среди синезеленых и зеленых водорослей истинно планктонные формы составляют соответственно 85 и 94%. Донных форм и обрастателей среди синезеленых и зеленых очень мало - 15 и 6%. Среди диатомовых только 26 видов (31%) являются истинно планктонными. Донные и перифитонные диатомовые насчитывают 57 видов (69%), среди которых наибольшим видовым разнообразием отличаются роды *Navicula*, *Cymatopleura*, *Pinnularia*, *Surirella*.

По отношению к солености воды большая часть фитопланкто-ров озера является олигогалолами (табл. 34). Только *Nitzschia sigma*, встречающаяся единично, - мезогалоб. Среди олигогало-бов преобладают индифференты; галофилов и галофобов очень не-много - соответственно 6 и 5%.

По отношению к активной реакции среды в фитопланктоне так-же преобладают индифференты (табл. 34). Алкалифилы представлены в основном видами из родов *Cymatopleura*, *Fragilaria*, *Gyrosigma*, *Navicula*, *Synedra* и *Trachelomonas*. Из ацидо-филов в значительных количествах встречены виды родов *Cosma-rium*, *Staurastrum*, *Tabellaria*, *Dinobryon*.

Среди представителей планктона оз. Кубенского много северо-альпийских и бореальных видов, которые составляют около 50% от общего числа фитопланкто-ров. Остальные 50% приходятся на долю космополитических форм.

Как уже говорилось выше, подавляющее большинство синезе-леных водорослей, обитающих в оз. Кубенском, относится к планк-тонным формам. Их развитие начинается вскоре после вскрытия водоема, но их численность в это время незначительна. В общей биомассе фитопланктона они составляли всего 2.8-6%. Единичными экземплярами встречались нити *Oscillatoria agardhii*, колонии *Gomphosphaeria lacustris*, *Aphanothece clathrata*. В конце мая-начале июня численность их увеличивалась. В незначи-

Т а б л и ц а 34

Состав фитопланктона по отношению к солености и активной реакции среды

		Синезеленые	Золотистые	Диатомовые	Желтозеленые	Пирофитовые	Евгленовые	Зеленые
Олигогалобы	Галофилы	5	-	8	-	-	-	-
	Индифференты	35	7	70	4	3	10	61
	Галофобы	-	-	4	1	4	-	-
Мезогалобы		-	-	1	-	-	-	-
Алкалифилы		4	-	22	-	1	3	-
Индифференты		35	-	55	4	2	5	54
Ацидофилы		1	7	6	1	4	2	9

тельных количествах появлялись виды рода *Anabaena*. Позднее начинают вегетацию виды родов *Microcystis*, *Gloeocapsa*. Повышается численность *Aphanothece clathrata* и *Gomphosphaeria lacustris*. Последняя к концу июня достигла максимума своего развития (22750 кол./л, В = 0.476 мг/л) и оказалась одной из доминирующих форм в планктоне. Роль синезеленых в общей биомассе фитопланктона увеличилась, составив от 11 до 27%. В июле планктон обогатился новыми видами - *Woronichinia naegeliana*, *Coelosphaerium kuetingianum*, *Merismopedi punctata* и др. Заметным стало участие в планктоне представителей рода *Anabaena*: *A. scheremetievi*, *A. hassalii*, *A. lemmermanii*. Одновременно наблюдался спад в развитии *Gomphosphaeria lacustris*. В начале августа наибольшей за вегетационный сезон численности достигла *Aphanothece clathrata f. brevis* - 22 млн кл./л. В августе-сентябре численность клеток отдельных видов в 1 л достигла следующих величин: *Microcystis pulverea* - 14 млн, *Anabaena lemmermanii* - 1.7 млн, *Anabaena hassalii* - 1.8 млн. Именно в этот период наблюдался максимум развития синезеленых; их относительная роль в планктоне несколько возросла. Постоянно преобладая численно, они и по биомассе в отдельных случаях занимали ведущее положение в фитопланктоне, составляя до 45% общей его биомассы. В сентябре резко снизилось количество *Aphanothece clathrata* и *Microcystis pulverea*, в то же время наблюдался второй максимум развития *Gomphosphaeria lacustris* и значитель-

ное увеличение численности *Oscillatoria agardhii* (до 5.3 млн кл./л).

Золотистые водоросли, за исключением рода *Dinobryon*, встречались спорадически. Виды рода *Dinobryon*, особенно *D. bavaricum* и *D. divergens*, встречались постоянно в течение всего вегетационного периода в незначительных количествах - от 4 до 20 тыс. кл./л. Максимальная отмеченная численность достигала 51.5 тыс. кл./л.

Основную роль в продукционных процессах в оз. Кубенском играют диатомовые водоросли, которые представлены наибольшим числом видов. Диатомовые преобладали в планктоне в течение почти всего вегетационного сезона, составляя до 90% общей биомассы. В конце мая-начале июня доминировали *Melosira italica* и *Diatoma elongatum*. К середине июня с повышением температуры воды популяция *Diatoma elongatum* постепенно деградировала. Ее место заняли *Asterionella formosa* и *Melosira ambigua*. В конце июля к ним присоединилась *Melosira granulata*. Этот комплекс доминировал в планктоне на протяжении всего вегетационного периода. Варьировало лишь соотношение составляющих его видов. В середине июля-начале августа, т.е. в период наибольшего прогрева воды, руководящую роль в нем играла *Melosira granulata*. В это время заметно увеличилась численность *Fragilaria crotonensis*. Кроме того, постоянно в течение всего сезона присутствовали в больших количествах *Cyclotella comta* и *Stephanodiscus astraea*, дававшие значительную биомассу.

Желтозеленые водоросли в оз. Кубенском представлены бедно - всего 5 видами. Спорадически и в малом количестве встречались *Pseudostaurastrum enorme*, *Tribonema vulgare*. Довольно часто встречалась *Tribonema subtilissima*, вегетация которой начиналась в середине июня и продолжалась до глубокой осени.

Немногочисленны и представлены небольшим количеством видов пиррофитовые водоросли. Чаще других встречались *Glenodinium quadridens* и *Ceratium hirundinella*.

Часто, но в незначительных количествах, встречались представители эвгленовых.

Зеленые водоросли были представлены в основном протококковыми и являлись наиболее разнообразной по видовому составу группой после диатомовых. Они не играли существенной роли в фитопланктоне из-за своей малочисленности. Однако такие виды как *Pediastrum kawrayskii*, *Pediastrum duplex*, *Pediastrum angulosum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Dictyosphaerium reniforme*, постоянно присутствовали в планктоне, создавая определенный фон. Наиболее многочисленны представители рода *Scenedesmus*, особенно *S. quadricauda*, численность которого в отдельные периоды составляла 120 тыс. кл./л. Начиная вегетировать в конце мая, протококковые достигали заметной численности в июле-августе. Именно в этот период планктон был наи-

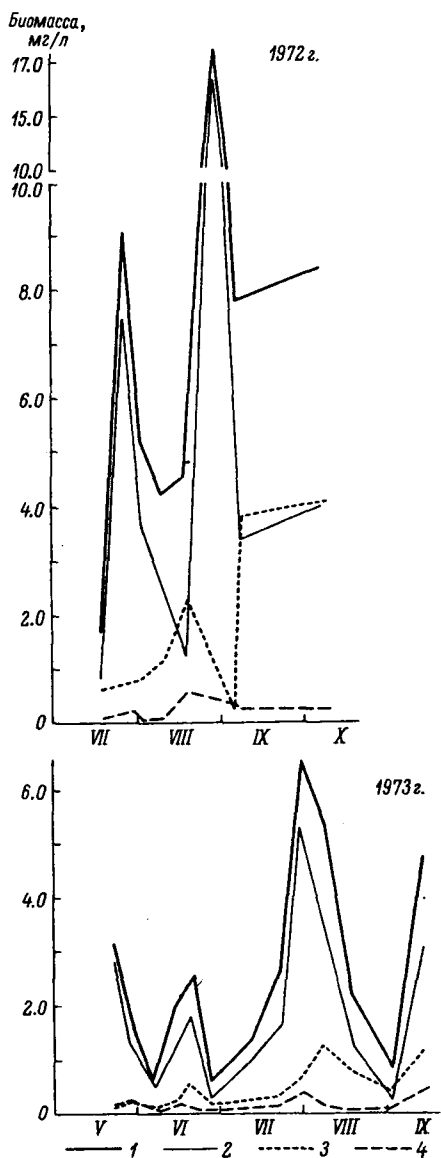


Рис. 16. Динамика биомассы фитопланктона на ст. 4 у поверхности.

1 - общая биомасса; 2 - диатомовые; 3 - синезеленые; 4 - протоккковые.

более разнообразен и в отдельных пробах мы находили до 65 видов водорослей одновременно.

Десмидиевые водоросли встречались в планктоне единично.

Количество фитопланктона сильно менялось в течение сезона. Если в конце мая—начале июня численность водорослей составляла 1–3 млн кл./л плюс 4–7 тыс. кол./л, то в конце июня—июле и сентябре доходила до 28 млн кл./л плюс 50 тыс. кол./л. Максимальная численность отмечается в августе и достигает 40 млн кл./л плюс 13.5 тыс. кол./л. В то же время состав фитопланктона менялся мало. Практически на протяжении всего летнего периода в водоеме развивался один и тот же планктонный комплекс, на фоне которого доминировали те или иные виды.

5.2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона

Морфометрические особенности оз. Кубенского, в частности малая глубина при огромной водной поверхности, способствуют ветровому перемешиванию практически всей водной массы, а также быстрому прогреву и охлаждению воды с изменением внешних температурных условий. Все это несомненно сказывается на биологических процессах, происходящих в водоеме.

Поскольку наиболее полный ряд наблюдений был сделан в 1973 г., мы считаем целесообразным описание сезонной динамики биомассы фитопланктона начать именно с этого года.

В 1973 г. наши наблюдения захватили конец весеннего максимума диатомовых, когда доминирующими видами были *Diatoma elongatum* и *Melosira italica*. Им сопутствовали *Melosira ambigua*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta*, *Asterionella formosa*. В то же время отмечалась относительная бедность представителями других типов. Биомасса в этот период составляла до 3 мг/л (рис. 16), причем 90.5% ее давали диатомовые (планктонные виды). Синезеленые составляли всего 2.8% биомассы.

В начале июня благодаря быстрому прогреву всей водной толщи весенний комплекс деградировал. Биомасса фитопланктона снизилась до 0.61 мг/л. В середине месяца с увеличением температуры воды началась усиленная вегетация синезеленых. На роль доминантов, параллельно с новым комплексом диатомовых – *Melosira granulata*, *M. italica* – выходит *Gomphosphaeria lacustris*. Одновременно увеличилось видовое разнообразие фитопланктона за счет развития протококковых водорослей. В середине лета к комплексу руководящих видов присоединилась *Melosira ambigua*. Среди сопутствующих видов оказалось значительным участие *Anabaena scheremetievi*, *A. lemmermanii*, *A. hassalii*. Несмотря на то что синезеленые водоросли в течение лета постоянно преобладали по численности (за счет видов р. *Mic-*

rocystis и р. Aphanothece), по биомассе они значительно уступали диатомовым. Что касается развития водорослей других типов, то только зеленые и пиррофитовые иногда достигали ощутимой численности, хотя их биомасса редко достигала 0.4 мг/л.

В летний период 1973 г. наблюдались два пика биомассы – 21 июня и 1 августа. Июньский пик, частично обусловленный увеличением роли синезеленых в планктоне, в большей степени был вызван подъемом со дна бентических форм диатомовых в результате интенсивного ветрового перемешивания водной массы (среднесуточные скорости ветра доходили до 7 м/сек.), что и привело к резкому увеличению биомассы до 2.5 мг/л. На долю диатомовых пришлось 70% биомассы, 1/4 которой дали представители донной флоры, а доля синезеленых выразилась 20% биомассы.

Августовский пик, видимо, соответствовал истинному максимуму летнего фитопланктона, хотя, несомненно, определенную роль сыграл предшествовавший этому пику штормовой период со среднесуточными скоростями ветра более 9 м/сек. Биомасса достигла максимального за вегетационный период значения – 6.5 мг/л, причем 81% биомассы дали диатомовые водоросли, на долю бентических форм которых пришлось 35%. Максимального своего развития достигли виды, доминирующие в летнем фитопланктоне, особенно *Melosira granulata*, биомасса которой составила 1.185 мг/л (18% общей биомассы) и *Melosira ambigua* – 0.615 мг/л.

В августе максимального своего развития достигли синезеленые водоросли (1.2 мг/л), а в начале сентября при общем спаде биомассы до 0.82 мг/л они являлись ведущей группой, составляя до 46% общей биомассы. В конце июля–августе отмечалось также наибольшее развитие пиррофитовых водорослей, в основном *Serratium hirundinella*, биомасса которых доходила до 16% общей биомассы фитопланктона. В сентябре в водоеме продолжал развиваться летний фитопланктонный комплекс. Новое увеличение численности и биомассы, отмечавшееся в сентябре, было, по-видимому, вызвано усилившимся ветровым перемешиванием воды.

Таким образом, наши наблюдения на оз. Кубенском показали, что чередование пиков и депрессий биомассы фитопланктона в этом водоеме определяется в основном развитием диатомовых и в меньшей мере синезеленых водорослей и в большой степени связано с погодными условиями.

В 1972 г. наши исследования захватили лишь часть вегетационного сезона, но и на основании имеющегося материала можно сделать некоторые выводы. Прежде всего, 1972 г. был гораздо продуктивнее 1973 г., что обусловлено аномальными метеорологическими условиями, характеризующими этот год. Величина биомассы фитопланктона была в несколько раз выше. Максимальная величина достигала 17.97 мг/л против 6.5 мг/л в 1973 г.

Динамика развития фитопланктона в 1972 г. была аналогична таковой в 1973 г. Правда, необходимо отметить большее видовое

разнообразии фитопланктона, особенно среди зеленых водорослей, на протяжении всего периода наблюдений. Виды, составлявшие доминировавший комплекс, были сходны в оба года. Руководящими видами в 1972 г. были *Gomphosphaeria lacustris*, *Melosira granulata*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta*, *Melosira ambigua*. В отличие от 1973 г. в этот комплекс постоянно входила *Tabellaria fenestrata*. Некоторое изменение наметилось и среди сопутствующих видов. Так, присутствие в планктоне значительного количества *Fragilaria crotonensis*, а также желтозеленых – *Tribonema subtilissima* и *T. vulgare*, отличало этот год от 1973 г. Несколько меньшую роль в 1972 г. играли представители рода *Anabaena*, в то же время отмечалось обилие других представителей синезеленых, в частности *Microcystis pulverea* и *Aphanothece clathrata*.

В сезонном ходе биомассы отмечалось два пика – 30 июня и 6 сентября, обусловленных развитием диатомовых (82 и 96% от общей биомассы), причем в обоих случаях зафиксирована значительная роль бентических форм – соответственно 41 и 33.6% биомассы диатомовых (рис. 16). Максимальное развитие синезеленых отмечалось в сентябре–октябре, когда они играли руководящую роль в фитопланктоне (до 50% биомассы), в основном за счет развития *Gomphosphaeria lacustris*.

Общая биомасса водорослей в среднем за период наблюдений в пересчете на все озеро (с учетом объемов слоев) в 1972 г. превосходила более чем в 3 раза таковую в 1973 г., составляя соответственно 7.69 и 2.42 г/м³.

В табл. 35 приведены среднемесячные и среднесезонные данные по биомассе фитопланктона в 1 м³ и под 1 м² поверхности озера. В пересчете на весь объем воды в озере биомасса планктона составила в 1972 г. – 7092 т, в 1973 г. – 2767 т. Величины, полученные для вегетационного сезона в целом, позволяют охарактеризовать оз. Кубенское как водоем средней трофности.

В 1973 г. нами был собран материал по хлорофиллу, что позволило сравнить эти данные с данными по биомассе фитопланктона. Концентрация хлорофилла „а“ в фитопланктоне изменялась в течение периода наблюдений от 0.75 до 8.76 мкг/л и от 5.4 до 27.3 мг под 1 м² поверхности озера. Распределение хлорофилла „а“ по глубине было неоднородным. В большинстве случаев наибольшая его концентрация отмечалась не у поверхности, а на глубине 1–3 м. Закономерных различий в пробах, взятых с разной глубины, отмечено не было, что опять–таки обусловлено постоянным ветровым перемешиванием всей водной массы этого мелководного водоема. В течение вегетационного периода изменение содержания хлорофилла „а“ соответствовало изменению биомассы водорослей, т.е. сезонная динамика этих показателей носила сходный характер (рис. 17).

В первую половину лета, после весеннего максимума диатомовых, с уменьшением биомассы фитопланктона количество хлорофилла постепенно падало от 3.7 до 1.6 мкг/л в поверхностном слое.

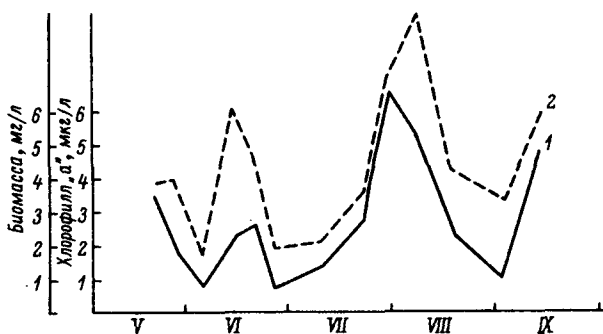


Рис. 17. Динамика биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла „а“ в 1973 г. на ст. 4 у поверхности.

1 - биомасса; 2 - хлорофилл „а“.

С развитием летнего фитопланктонного комплекса содержание хлорофилла увеличивалось и максимальное его содержание (6.96 мкг/л) отмечалось в августе, в период массового развития синезеленых, в основном *Gomphosphaeria lacustris*, и диатомовых - *Melosira ambigua*, *M. granulata*, *M. Italica*.

Прямая зависимость между содержанием хлорофилла и величиной биомассы фитопланктона отмечалась разными авторами. Наряду с этим в литературе имеются сведения (Михеева, 1970; Трифонова, 1976) о том, что с возрастанием биомассы сверх определенного предела количество хлорофилла на единицу биомассы уменьшается.

Для выявления наличия и степени закономерной связи между содержанием хлорофилла и величиной биомассы фитопланктона нами был вычислен коэффициент корреляции (r). Он оказался равным +0.76, т.е. свидетельствовал о существовании положительной корреляции между этими величинами. Близкий по величине коэффициент ($r = +0.6$) был получен В.А. Елизаровой (1970) для Онежского озера.

Рассматривая хлорофилл в качестве показателя биомассы, необходимо установить относительное содержание его в фитопланктоне. По нашим данным, в оз. Кубенском оно колебалось от 0.08 до 0.28% от сырого веса водорослей и в среднем для летнего сезона составило 0.18%. Если принять, что сухой вес фитопланктона составляет 20% от сырого, то содержание хлорофилла в сухой биомассе фитопланктона составит 0.9%.

Максимальное относительное содержание хлорофилла наблюдалось в конце мая, в период спада биомассы после весеннего максимума. Высокое процентное содержание хлорофилла отмечалось также в июне, после чего оно постепенно снизилось и в середине

Т а б л и ц а 35

Среднемесячные величины биомассы фитопланктона
в 1972-1973 гг.

Месяц	1972 г.		1973 г.	
	г/м ³	г/м ²	г/м ³	г/м ²
Май	-	-	1.96	5.91
Июнь	-	-	1.89	5.64
Июль	6.02	17.98	2.51	7.11
Август	4.64	12.58	3.52	8.36
Сентябрь	10.25	21.95	2.24	4.44
Октябрь	9.85	16.94	-	-
Средняя за сезон	7.69	17.36	2.42	6.29

июля было минимальным - 0.08-0.09%. В августе с уменьшением биомассы вновь наблюдалось повышение относительного содержания хлорофилла в планктоне до 0.22%, а в сентябре оно составляло 0.14%.

Величины относительного содержания хлорофилла „а“, полученные для фитопланктона оз. Кубенского, сходны с аналогичными данными для других водоемов. В оз. Красном относительное содержание хлорофилла составляло 0.2% (Трифонова, 1976), в оз. Дривяты - 0.16% (Михеева, 1970), в Рыбинском водохранилище - 0.2-0.4% (Елизарова, 1973), в озерах Нарочь, Мястро, Баторин - 0.2-0.7% (Винберг и др., 1971).

5.3. П е р в и ч н а я п р о д у к ц и я

Три сезона, в течение которых проводились наблюдения, очень различались по погодным условиям. Лето 1972 г. характеризовалось преобладанием солнечной штилевой погоды, в то время как летние периоды 1973 и 1974 гг. были очень ветренными и отличались частыми сменами погоды.

Полученные данные по продуцированию и деструкции органического вещества показали, что эти биологические процессы в толще воды оз. Кубенского протекают довольно интенсивно. В течение всего вегетационного периода фотосинтез осуществлялся практически во всей толще воды, но с глубиной его интенсивность резко снижалась (рис. 18). Интенсивность же процессов деструкции с глубиной менялась незначительно. В поверхностном слое (0-0.5 м)

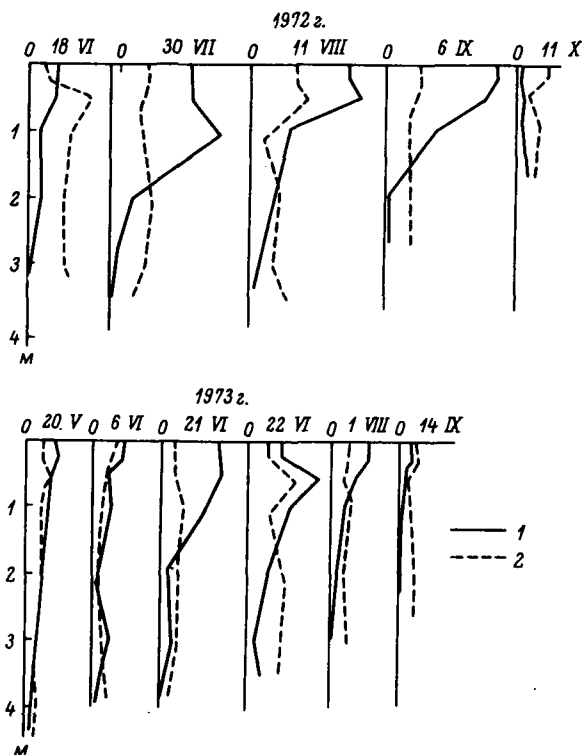


Рис. 18. Изменение интенсивности фотосинтеза (1) и деструкции (2) с глубиной на ст. 4.

продуцирование превалировало над деструкцией. Так, в 1972 и 1973 гг. соотношение фотосинтеза и деструкции (Ф/Д) у поверхности менялось от 1.0 до 3.3 и только 11 X 1972 и 14 IX 1973 было менее 1, что вполне естественно для осеннего периода. В 1974 г. в связи с постоянным преобладанием ветреной погоды отношение Ф/Д часто было меньше 1, изменяясь от 0.5 до 3.

Компенсационная точка обычно находилась между 1 и 2 м, где интенсивность поглощенной радиации составляла 4–32.2 кал./см² в сутки, или 1.4–6.6% от пришедшей на поверхность воды, но иногда располагалась на глубине менее 1 м. При таких условиях, несмотря на относительно высокую интенсивность фотосинтеза у поверхности, первичная продукция под 1 м² часто оказывалась меньше деструкции.

В 1972 г. в условиях устойчивой солнечной погоды отмечалась более высокая интенсивность фотосинтеза. Так, для самого поверхностного слоя максимальная величина фотосинтеза составляла 2.5 мг O₂/л·сутки (6 IX). В конце июля–начале августа продукция

также превышала 2 мг O_2 /л·сутки. Соответственно этому и деструкция в 1972 г. была интенсивнее и достигала 1.3 мг O_2 /л·сутки у поверхности воды. В 1973 г. и фотосинтез и деструкция были значительно слабее. Максимальное выделение кислорода у поверхности не превышало 1.4 мг O_2 /л·сутки, а потребление редко достигало 0.8 мг O_2 /л·сутки. В 1974 г. величина фотосинтеза была такой же, как и в 1973 г., но окислительные процессы шли с гораздо большей интенсивностью, достигая 1.75 мг O_2 /л·сутки.

На рис. 19 представлен сезонный ход интенсивности фотосинтеза, потребления кислорода и температуры воды в 1972–1974 гг. (по наблюдениям на ст. 4). В 1972 г. наши наблюдения начались в середине июля и совпали с периодом максимального прогрева воды, когда температура у поверхности поднималась до 25° и выше. Столь высокая температура, по-видимому, угнетающе действовала на развитие фитопланктона, биомасса которого в этот период составляла 1.78 г/м³ (6.4 г/м²). В это время отмечались довольно низкая интенсивность фотосинтеза – 1.13 г O_2 /м²·сутки и максимальная за весь период наблюдений деструкция – 3.30 г O_2 /м²·сутки. К концу месяца с понижением температуры биомасса фитопланктона резко возросла до 10.1 г/м³ (38.4 г/м²) за счет массового развития диатомовых (*Melosira granulata*, *M. ambigua*) и синезеленых (*Gomphosphaeria lacustris* f. *lacustris* и *G. lacustris* f. *compacta*). Соответственно увеличилась интенсивность фотосинтеза, достигшая 30 VII максимального за летний сезон значения – 3.5 г O_2 /м². В августе интенсивность фотосинтеза снизилась и в конце месяца составила лишь 0.99 г O_2 /м², что отчасти связано с усилившимся ветровым перемешиванием воды. Закономерным было повышение в этот период деструкции, которая достигла 2.5 г O_2 /м². В начале сентября наблюдался второй максимум фитопланктона, который превысил июльский в 1.5 раза. Биомасса водорослей составила 16.6 г/м³ (49.9 г/м²). Доминирующими были виды те же, что и в июле. Характерно, что в обоих случаях максимальному подъему продуктивности фитопланктона предшествовала штормовая погода. Интенсивное перемешивание воды обусловило появление в планктоне крупных типично бентических форм, таких как *Surirella biseriata*, *Cyatopleura solea*, *C. elliptica* var. *nobilis*, *Gyrosigma acuminatum*, благодаря большому индивидуальному весу которых существенно возросла биомасса фитопланктона. В этот период наблюдалось повышение интенсивности фотосинтеза до 2.8 г O_2 /м², после чего она постепенно снижалась и в октябре составила всего 0.3 г O_2 /м². Процессы деструкции также постепенно затухали. Величина деструкции, отмеченная в октябре, – 0.98 г O_2 /м².

Сезонный ход биомассы, интенсивности фотосинтеза и деструкции планктона в 1973 г. несколько отличается от сезонного хода этих величин в 1972 г., аномальном по своим метеорологическим условиям, хотя общий характер кривых сходен.

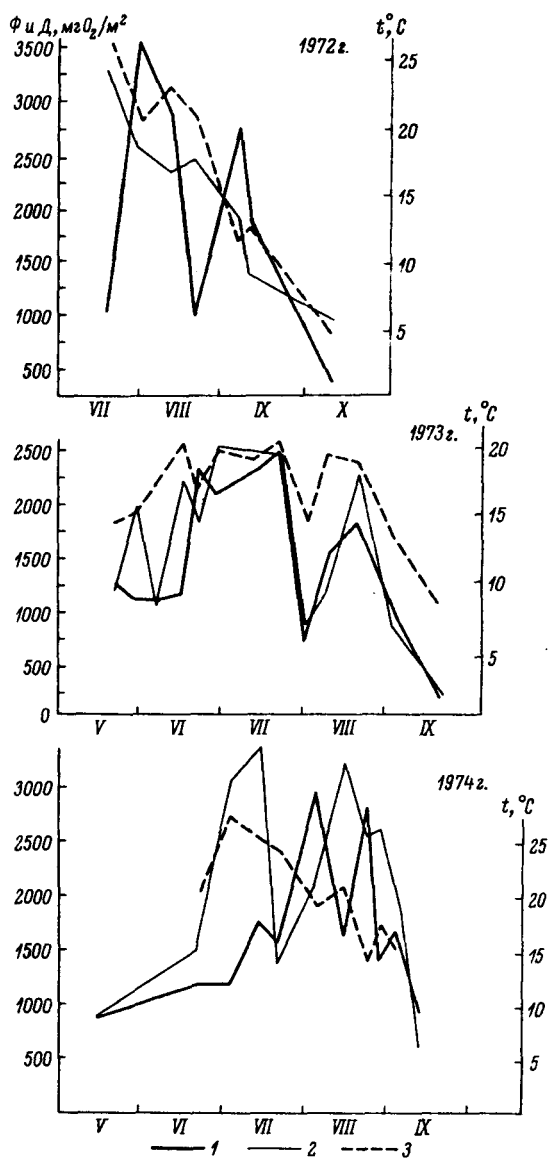


Рис. 19. Сезонный ход интенсивности фотосинтеза, деструкции и температуры воды на ст. 4.

1 - фотосинтез; 2 - деструкция; 3 - температура воды.

В мае месяце наши наблюдения захватили конец весенней фазы в развитии фитопланктона, характеризующейся преобладанием диатомовых. В это время отмечалась довольно низкая интенсивность фотосинтеза – до $1.2 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$. Начиная с июня и на протяжении всего периода наблюдений в озере развивался практически один и тот же планктонный комплекс, представленный в основном диатомовыми и синезелеными. Пики биомассы в большой степени определялись погодными условиями. С ростом биомассы фитопланктона интенсивность фотосинтеза резко возрастала и на протяжении июня-июля составляла довольно высокую величину – более $2.0 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$. В конце июля фотосинтез достиг своего максимума – $2.5 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$, что гораздо ниже наблюдавшегося в 1972 г. Характерно, что максимум фотосинтеза отмечался в период нарастания биомассы ($2.74 \text{ г} / \text{м}^2$). С дальнейшим ростом биомассы до $4.9 \text{ г} / \text{м}^2$ произошло резкое снижение интенсивности фотосинтеза до $0.7 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$, что говорит о том, что скорость фотосинтеза не всегда пропорциональна количеству фитопланктона. Подобные результаты были получены и другими исследователями (Потоцкая, Цыба, 1964), высказавшими мнение, что фотосинтез водорослей возрастает только до достижения определенной величины биомассы фитопланктона.

В середине августа температура воды повысилась, постепенно увеличивалась и интенсивность выделения кислорода – до $1.8 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$ (19 VIII). В сентябре с понижением температуры биологические процессы затухали и 14 IX величина фотосинтеза составила всего $0.13 \text{ г } O_2 / \text{м}^2$, хотя в толще воды еще сохранилось большое количество водорослей. Вероятно, среди них преобладали отмершие клетки летнего комплекса планктона, взмученные со дна в результате ветрового перемешивания.

В 1974 г. сезонный ход фотосинтеза и деструкции был аналогичен таковому в 1973 г., поэтому мы не будем его подробно описывать, а остановимся лишь на крайних значениях этих величин, отмечавшихся в данный сезон. Наиболее низкая интенсивность фотосинтеза отмечалась в мае – $0.86 \text{ мг } O_2 / \text{м}^2$. В течение лета наблюдалось постоянное чередование пиков и депрессий фотосинтеза, в значительной степени обусловленных сменой погоды. В ясную штилевую погоду процессы продуцирования протекали более интенсивно и преобладали над деструкцией, а в штормовую превалировала деструкция. Максимальная деструкция наблюдалась в середине июля – $3.39 \text{ мг } O_2 / \text{м}^2$. Максимум фотосинтеза отмечался в начале августа – $2.98 \text{ мг } O_2 / \text{м}^2$.

Измерение первичной продукции велось параллельно с определением биомассы фитопланктона, что позволило сопоставить эти величины. Четкой зависимости между величиной максимального фотосинтеза (на „оптимальной“ глубине) и биомассой нам установить не удалось. Согласно опубликованным данным, величины фотосинтеза, приходящегося на единицу биомассы (Ф/Б), колеблются в значительных пределах даже внутри одного и того же водоема. Однако порядок этих величин, а также наиболее часто встречающиеся зна-

Суточные Р/В-коэффициенты и коэффициент оборачиваемости (turnover time) фитопланктона на оптимальной глубине и под единицей поверхности

Дата	Р/В-коэффициент на оптимальной глубине	Turnover time	Р/В-коэффициент под 1 м ²	Turnover time
1972 г.				
18 УП	1.31	0.8	0.47	2.1
30 УП	0.62	1.6	0.25	4.0
4 УШ	0.36	2.8	0.10	10.0
11 УШ	1.62	0.6	0.55	4.8
20 УШ	0.67	1.5	0.18	5.6
6 IX	0.38	2.6	0.15	6.7
10 IX	0.46	2.2	0.35	2.6
11 X	0.11	9.1	0.05	20
Среднее за сезон	0.59	1.7	0.23	4.2
1973 г.				
22 У	0.53	1.9	0.25	4.0
29 У	2.31	0.4	0.58	1.7
6 У1	2.54	0.4	0.79	1.3
15 У1	1.03	1.0	0.27	3.7
21 У1	1.45	0.7	0.56	1.8
27 У1	1.88	0.5	1.22	0.8
11 УП	0.76	1.3	0.65	1.5
22 УП	2.72	0.4	0.68	1.5
1 УШ	0.31	3.2	0.11	9.1
8 УШ	0.52	1.9	0.33	3.0
19 УШ	1.13	0.9	1.00	1.0
3 IX	1.53	0.7	0.81	1.2
14 IX	0.15	6.7	0.04	25
Среднее за сезон	1.28	0.8	0.54	1.6

чения, довольно близки. В наших расчетах это отношение в 1972 г. менялось от 0.04 до 0.6 мг O_2 /мг биомассы, в 1973 г. – от 0.06 до 1.0 мг O_2 /мг биомассы. Аналогичные значения были получены И.В. Потоцкой и Н.Л. Цыба (1964) для Цимлянского водохранилища (0.1–1.0 мг O_2 /мг), И.Л. Цыриной (1967 а) – для Волжских водохранилищ (0.05–0.9 мг O_2 /мг), Т.М. Михеевой (1970) – для оз. Дривяты (0.03–0.22 мг O_2 /мг биомассы) и др.

Сопоставлением изменения величины Ф/Б с изменением биомассы фитопланктона обнаружена четкая обратная зависимость между ними, что хорошо согласуется с данными других авторов (Михеева, 1970).

Более показательной величиной, характеризующей продуктивные возможности фитопланктонного сообщества, является Р/В-коэффициент и обратная ему величина – время оборачиваемости биомассы (turnover time) (Rodhe, 1958; Михеева, 1970).

При расчете Р/В-коэффициентов и времени оборачиваемости было принято, что затраты на обмен у фитопланктона составляют 20% от валовой первичной продукции (т.е. чистая продукция равна 0.8 от валовой) и калорийность сырого вещества равна 1 кал./мг (сухой вес составляет 20% от сырого) (Винберг, 1972).

За период исследований суточный Р/В-коэффициент в слое максимального фотосинтеза изменялся от 0.11 до 1.62 (табл. 36) при среднем 0.59 в 1972 г. и от 0.15 до 2.72 при среднем 1.28 в 1973. Максимальная фотосинтетическая активность отмечалась в середине лета (11 VIII 1972 г. и 22 VII 1973 г.), наименьшие значения Р/В-коэффициента были осенью. Время оборачиваемости биомассы фитопланктона на оптимальной глубине колебалось от 0.6 до 9.1 в период с июля по октябрь в 1972 и от 0.4 до 6.7 в период с мая по сентябрь в 1973 г. и в среднем составляло соответственно 1.7 и 0.8 дня.

Мы рассчитали также скорость размножения фитопланктона под единой поверхностью озера. Совершенно естественно, что Р/В-коэффициент для столба воды оказался гораздо ниже, чем в слое максимального фотосинтеза: в 1972 г. – от 0.05 до 0.55 при среднем 0.23 и в 1973 г. – от 0.04 до 1.22 при среднем 0.54. Соответственно время оборачиваемости биомассы было гораздо большим – от 2.1 до 20 дней в 1972 г. и от 0.8 до 25 дней в 1973. Наименьшее время для возобновления фитопланктонного сообщества требовалось в середине лета, наибольшее отмечалось в конце вегетационного периода.

За летний сезон 1972 г. (VII–IX) биомасса фитопланктона в столбе воды под 1 м² могла обновиться 29 раз, т.е. оборачивалась каждые 4.2 дня, а за период с мая по октябрь 1973 г. – 95 раз, т.е. через каждые 1.6 дня. Такое время оборачиваемости биомассы фитопланктона свойственно озерам мезотрофного типа.

В качестве сравнительной оценки фотосинтетической активности растений широко используются суточные ассимиляционные числа (САЧ), показывающие, какое количество С ассимилируется

на единицу хлорофилла „а“ в сутки. Наши исследования первичной продукции фитопланктона сопровождались параллельными измерениями содержания хлорофилла „а“, в результате чего рассчитаны значения максимальных и средних для озера ассимиляционных чисел. Максимальные САЧ изменялись в течение сезона 1973 г. от 14 до 147 при среднем значении 59. Значительно меньше изменялись за сезон средние ассимиляционные числа – от 5 до 98 при среднем 46. Наиболее высоких значений САЧ достигли в первую половину лета с последующей тенденцией к уменьшению в конце вегетационного периода.

В табл. 37 приведены итоговые величины биотического баланса фитопланктона оз. Кубенского за вегетационный период в пересчете на 1 м^2 площади и в целом для озера. Все величины рассчитаны с учетом объемов слоев озера в зависимости от его среднемесячных уровней.

На основании полученных данных биотический баланс за период с июля по октябрь 1972 г. выразился следующими величинами в переводе на 1 м^2 площади озера: Ф – $146.9 \text{ г } \text{O}_2$ ($55.1 \text{ г } \text{C}$), или 516 ккал.; Д – $182.6 \text{ г } \text{O}_2$, или 641 ккал. Чистая продукция (Ф–Д) выразилась отрицательной величиной и составила $-35.6 \text{ г } \text{O}_2$ или -125 ккал . Биотический баланс с мая по октябрь 1973 г. был следующим: Ф – $170.6 \text{ г } \text{O}_2$ ($64 \text{ г } \text{C}$), или 599 ккал.; Д – $178.6 \text{ г } \text{O}_2$, или 627 ккал. Соответственно Ф–Д составляла $-8.0 \text{ г } \text{O}_2$ или -28 ккал . В 1974 г. (май–сентябрь) были получены следующие величины: Ф – $171.4 \text{ г } \text{O}_2$ ($64.3 \text{ г } \text{C}$), или 601 ккал.; Д – $198.6 \text{ г } \text{O}_2$, или 697 ккал.; Ф–Д – $-27.2 \text{ г } \text{O}_2$, или -96 ккал .

Таким образом, скорость образования органического вещества фитопланктоном за все периоды наблюдений несколько ниже затрат его на процессы обмена планктонного сообщества в целом.

Приблизительно оценивая валовую первичную продукцию фитопланктона оз. Кубенского за весь вегетационный сезон (У–Х), можно считать, что ее величина колеблется от 600 до 750 ккал./ м^2 год. Сопоставление полученных результатов с некоторыми литературными данными для водоемов различной трофности (табл. 38) позволяет рассматривать оз. Кубенское как среднепродуктивный водоем умеренных широт (Винберг, 1960; Сорокин, 1965).

Представляет интерес выяснение роли фитопланктона в продуцировании первичного органического вещества в оз. Кубенском. По данным И.М. Распопова, годовая продукция макрофитов в озере составляет $140\text{--}150 \text{ ккал./м}^2$. Продукция перифитона оценивается М.А. Рычковой в $70\text{--}85 \text{ ккал./м}^2$ в год.

Если считать расход на дыхание фитопланктона равным 20% от валовой продукции, то величина чистой (эффективной) продукции фитопланктона составит $480\text{--}600 \text{ ккал./м}^2$ в год.

Из сопоставления чистой продукции фитопланктона с соответствующими величинами для макрофитов и перифитона, следует, что основным источником первичного органического вещества в озере является фитопланктон, дающий до 72% первичной продукции; на

Биотический баланс планктона озера за период наблюдений

Месяц	Среднесуточная величина						За месяц, г O_2/M^2		
	г O_2/M^3			г O_2/M^2			Ф	Д	Ф-Д
	Ф	Д	Ф-Д	Ф	Д	Ф-Д			
1972 г.									
Июль	0.64	0.74	-0.10	1.92	2.23	-0.31	59.52	69.13	-9.61
Август	0.56	0.72	-0.16	1.51	1.94	-0.43	46.81	60.14	-13.33
Сентябрь	0.50	0.45	0.05	1.08	0.97	0.19	32.55	29.10	3.45
Октябрь	0.15	0.46	-0.31	0.26	0.78	-0.52	8.06	24.18	-16.12
За сезон	-	-	-	-	-	-	146.9	182.6	-35.6
1973 г.									
Май	0.30	0.36	-0.06	0.90	1.09	-0.19	27.90	33.79	-5.89
Июнь	0.43	0.45	-0.02	1.28	1.34	-0.06	38.40	40.20	-1.80
Июль	0.68	0.67	0.01	1.93	1.91	-0.02	59.83	59.21	0.62
Август	0.43	0.44	-0.01	1.03	1.05	-0.02	31.93	32.55	-0.62
Сентябрь	0.21	0.22	-0.01	0.42	0.43	-0.01	12.60	12.90	-0.30
За сезон	-	-	-	-	-	-	170.6	178.6	-8.00
1974 г.									
Май	0.19	0.19	0.00	0.57	0.57	0.00	17.67	17.67	0.00
Июнь	0.27	0.31	-0.04	0.85	0.97	-0.12	25.5	29.1	-3.6
Июль	0.38	0.60	-0.22	1.16	1.80	-0.64	35.96	55.8	-19.84
Август	0.66	0.72	-0.06	1.95	2.13	-0.18	60.45	66.03	-5.58
Сентябрь	0.44	0.41	0.03	1.06	1.00	0.06	31.8	30.0	1.80
За сезон	-	-	-	-	-	-	171.4	198.6	-27.2

П р и м е ч а н и е. Величины за сентябрь рассчитаны на основании предположения, что в первую половину месяца интенсивность Ф и Д равна средней интенсивности их за 2 срока наблюдений - 6 IX и 10 IX, а во вторую половину месяца Ф и Д идентичны октябрьским значениям.

Т а б л и ц а 38

Первичная продукция водоемов различной трофности

Водоем	г С/м ² год	ккал./м ² год	Источники
Оз. Кубенское	65-80	600-750	Собственные данные
Оз. Красное	130	1300	Трифенова, 1976
Оз. Нарочь	52	487	Винберг и др., 1971
Оз. Мястро	168	1574	То же
Оз. Баторин	188	1758	" "
Оз. Дривяты	160	1500	Ковалевская, 1970; Михеева, 1970
Рыбинское водо- хранилище		600	Сорокин, 1965
Оз. Онежское	30	281	Сорокин, Федоров, 1969; Петрова, 1973

долю макрофитов приходится 18% первичного органического вещества и на долю перифитона - 10%. Общая величина чистой первичной продукции высших и низших растений в оз. Кубенском составляет 690-835 ккал./м² и представляет тот запас энергии автохтонных органических веществ, которые используются на последующих трофических уровнях.

Представляет также интерес выяснение степени использования на фотосинтез фитопланктона поглощенной солнечной радиации. Суточный коэффициент утилизации энергии фитопланктоном изменялся в течение сезонов 1972 и 1973 г. в пределах от 0.05 до 0.33. Значения эффективности утилизации энергии фитопланктоном, рассчитанные для периодов наблюдений в целом, оказались достаточно близкими: 0.12% - в 1972 г. и 0.10% - в 1973 г., что характеризует водоем как среднепродуктивный. Близкие по значению величины были получены Родэ (Rodhe, 1958) для оз. Эркен (0.12%), И.Л. Пыриной (1967 б) - для Куйбышевского и Рыбинского водохранилищ (0.1-0.4%), И.С. Трифеновой (1976) - для оз. Красного (0.18%).

В настоящее время оз. Кубенское по составу и уровню количественного развития фитопланктона, а также по основным продукционным показателям (биомасса, содержание хлорофилла, интенсивность фотосинтеза), представляет собой водоем мезотрофного типа с постоянным преобладанием диатомовых и синезеленых водорослей.

Л и т е р а т у р а

- В и н б е р г Г.Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.
- В и н б е р г Г.Г. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л., 1972. 35 с.
- В и н б е р г Г.Г., Б а б и ц к и й В.А., Г а в р и л о в С.И. и др. Биологическая продуктивность озер разного типа. - В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5-33.
- Е л и з а р о в а В.А. Некоторые данные о содержании хлорофилла в фитопланктоне Онежского озера. - Биология внутренних вод, 1970. № 8, с. 10-14.
- Е л и з а р о в а В.А. Содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. - В кн.: Кру-говорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Иркутск, 1973, с. 127-128.
- К и с е л е в И.А. Методы исследования планктона. - В кн.: Жизнь пресных вод. Т. 4, ч. 1. М.-Л., 1956, с. 183-265.
- К о в а л е в с к а я Р.З. Первичная продукция оз. Дривяты. - В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 14-31.
- М и х е е в а Т.М. Оценка продуктивных возможностей единицы биомассы фитопланктона. - В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50-70.
- П е т р о в а Н.А. Соотношение между продукцией и биомассой фитопланктона Онежского озера. - В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 92-107.
- П о т о ц к а я И.В., Ц ы б а Н.П. Первичная продукция планктона в Цимлянском водохранилище. - ДАН СССР, 1964, т. 155, № 3, с. 680-682.
- П ы р и н а И.Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л., 1967 а, с. 94-103.
- П ы р и н а И.Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ. - В кн.: Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967б, с. 34-42.
- С о р о к и н Ю.И. Изучение первичной продукции водоемов. - Вестн. АН СССР, 1965, вып. 9, с. 62-67.
- С о р о к и н Ю.И., Ф е д о р о в В.К. Первичная продукция и деструкция в Онежском озере. - В кн.: Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Т. 3. Петрозаводск, 1969, с. 29-33.
- Т р и ф о н о в а И.С. Фитопланктон и его продукция. - В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного. Л., 1976. с. 69-104.

- R o d h e W. Primärproduktion und Seetypen. - Verhandl. internat. Ver. Limnol., 1958, v. 13, p. 121-141.
- U N E S C O. Determination of photosynthetic pigments in seawater. - In: Monographs on oceanographic methodology, 1. Paris, 1966.

ФОРМИРОВАНИЕ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И ПРОДУКЦИЯ БАКТЕРИЙ ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Сведения по микробиологии оз. Кубенского весьма ограничены. Опубликованы лишь данные единственного рейса, проведенного в сентябре 1958 г. (Романенко, 1959). Наши исследования проводились с марта 1973 г. по сентябрь 1974 г. (рис. 20). Пробы отбирались ежемесячно в безледный период (с мая по октябрь), а со льда – в марте 1973 г. Кроме того, в специальных рейсах проводились наблюдения в притоках и изучалось влияние наиболее крупных притоков – рек Кубены, Уфтюги и Порозовицы – на формирование бактериопланктона озера. Были проведены исследования и в р. Сухоне, вытекающей из оз. Кубенского.

В воде и донных отложениях озера определялась общая численность бактерий, количество бактерий, растущих на мясо-пептонном агаре, и их споровые формы (методом нагрева), олигокарбофилы на 10%-ном МПА, азотфиксаторы аэробные и анаэробные, денитрифицирующие, целлюлозоразрушающие и маслянокислые бактерии. На разрезе р. Сухона–ст. 5 (рис. 20) делался посев на кишечную палочку. Среды готовились по руководствам А.Г. Родиной (1965) и С.И. Кузнецова и В.И. Романенко (1969). Определялась скорость размножения бактерий. Продукция бактерий рассчитывалась по формуле Г.Г. Винберга (1972).

6.1. Б а к т е р и о п л а н к т о н

Исследования, проведенные в марте 1973 г., позволили судить о численности бактерий в подледный период. Плотность бактериального населения в это время была невелика – в среднем 620 тыс. кл./мл, а сапрофитов – 110 кл./мл (табл. 39). При этом пространственное распределение общей численности было довольно однородным, а количество сапрофитов увеличивалось с севера на юг от 59 до 210 кл./мл. Отбор проб в это время был произведен только на центральных станциях продольного разреза.

Наблюдения, проведенные в мае, показали, что средняя численность бактерий в озере в 1973 и 1974 гг. составила соответст-

1

Глава написана Д.Н. Александровой и Л.В.Смирновой.

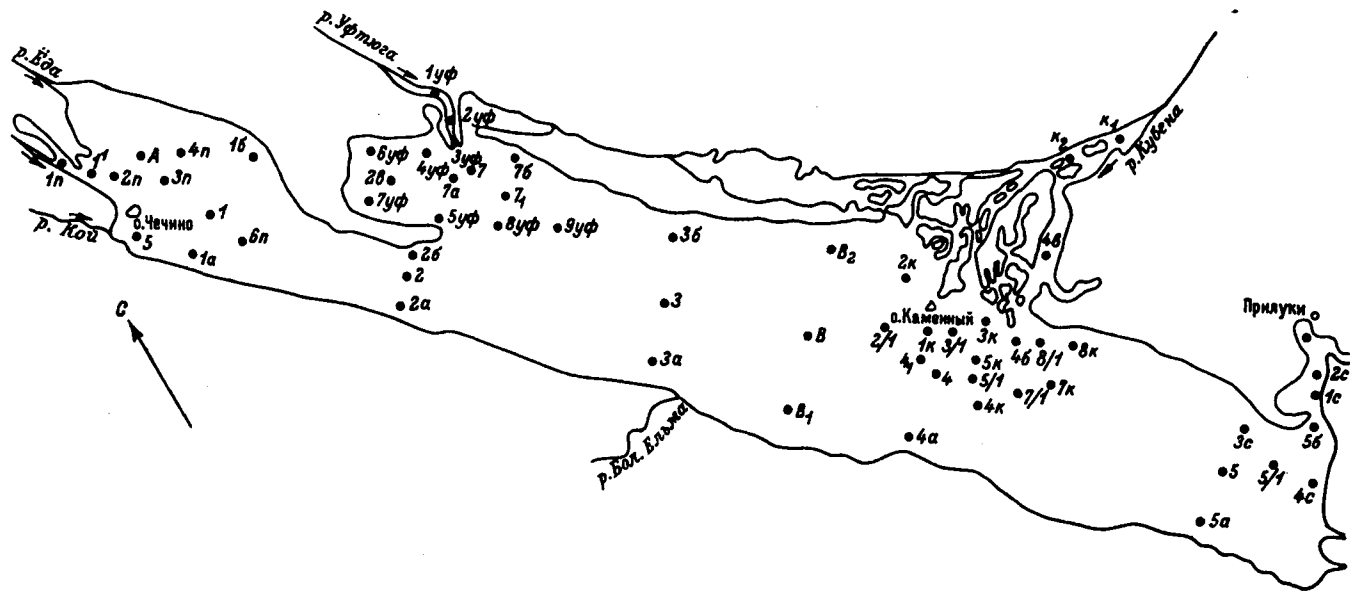


Рис. 20. Расположение микробиологических станций.

венно 1100 и 900 тыс. кл./мл, т.е. очень близкие по значению величины. Однако среднее количество сапрофитов, растущих на МПА, в 1974 г. превосходило таковые в предыдущий год в 4 раза (соответственно 177 и 746 кл./мл). Вероятно, это связано с тем, что отбор проб в 1974 г. проводился на 2 недели раньше, чем в 1973 г., и совпал с паводком. В мае этого года, по данным Л.Ф. Жехновской (гл. 1, наст. изд.), отмечены повышенные по сравнению с 1973 г. значения ВПК, что объясняет высокий уровень развития сапрофитов.

Среднее количество бактерий в июне и июле обоих лет наблюдений, а в 1974 г. еще и в августе, близко по значению к данным за май. Заметное увеличение количества бактерий по сравнению с маем наблюдалось лишь в августе 1973 г. и в сентябре обоих лет (до 1600–1800 тыс. кл./мл). Данные за сентябрь очень хорошо согласуются с результатами, полученными В.И. Романенко (1959), который отмечал общую численность бактерий примерно в тех же пределах (880–2800 тыс. кл./мл).

За вегетационный период показатели общей численности бактериопланктона в 1973 и 1974 гг. очень близки – соответственно 1470 и 1160 тыс. кл./мл. Количество сапрофитов, растущих на МПА, в июне–августе 1973 г. оказалось примерно в 1.5 раза, а в сентябре – в 2.5 раза выше, чем в тот же период 1974 г. Однако величины средней численности этих бактерий за вегетационный период оказались очень сходными. Количество сапрофитов в сентябре 1973 и 1974 гг. было в 5.7 и в 2.6 раза выше указанных В.И. Романенко.

Для оз. Кубенского, как и для большинства крупных озер, характерна неоднородность в распределении бактериопланктона по акватории. Однако эта неоднородность несколько иного характера, чем в крупных глубоководных озерах. Последние различаются условиями формирования бактериопланктона между прибрежной и центральной глубоководной зонами. В плоских мелководных озерах главная роль в распределении бактериопланктона принадлежит притокам и ветровому воздействию. Последнее весьма существенно, так как озеро имеет высокий показатель открытости, равный 144 (отношение площади озера к его средней глубине). Следовательно, возрастает роль сгонно-нагонных явлений. На рис. 21 приведена схема распределения общей численности бактерий при северо-восточном ветре скоростью 2–4 м/сек., где четко выражено повышение концентрации бактерий в юго-западной прибрежной зоне. В штилевую погоду различий в содержании бактерий между центральной и прибрежной зонами не отмечено.

Не менее важным и постоянно действующим фактором в распределении и формировании бактериопланктона являются притоки. В оз. Кубенское их впадает около 80. Наиболее крупные из них – реки Кубена, Уфюга, Порозовица – дают 98% общего притока. Из

Т а б л и ц а 39

Средняя численность бактерий (числитель) и пределы ее колебаний (знаменатель)

Месяц	Общее количество бактерий, тыс. кл./мл		Количество сапрофитов, кл./мл	
	1973 г.	1974 г.	1973 г.	1974 г.
Март	$\frac{620+62}{590-658}$	-	$\frac{110}{59-210}$	-
Май	$\frac{1100+120}{701-2645}$	$\frac{901+82}{497-1356}$	$\frac{177}{21-848}$	$\frac{746}{342-1416}$
Июнь	$\frac{1450+136}{565-3730}$	$\frac{889+88}{520-1537}$	$\frac{399}{30-2368}$	$\frac{216}{28-3872}$
Июль	$\frac{1380+140}{520-2261}$	$\frac{1063+108}{678-1515}$	$\frac{582}{44-4000}$	$\frac{415}{47-3360}$
Август	$\frac{1790+154}{746-3391}$	$\frac{1174+93}{656-1876}$	$\frac{641}{25-3780}$	$\frac{425}{45-1832}$
Сентябрь	$\frac{1634+160}{791-2193}$	$\frac{1761+114}{769-2713}$	$\frac{573}{50-3600}$	$\frac{266}{28-2000}$
Средняя за вегетацион- ный период	1470	1160	474	414

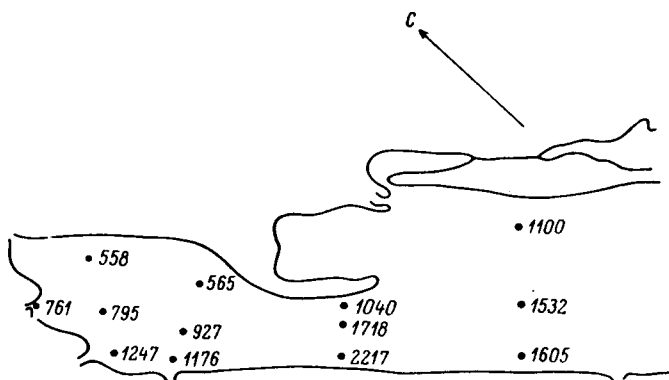


Рис. 21. Распределение численности бактерий (в тыс. кл./мл) в северо-западной части озера при ветре северо-восточного направления.

трех больших притоков, впадающих в озеро, р. Кубена наиболее богата бактериопланктоном. Численность его там в течение лета была в пределах 750–3843 тыс. кл. и в среднем составила 2064 тыс., в р. Уфтыге – 1112 тыс., в р. Порозовице – 1164 тыс. кл. в 1 мл воды. Средняя численность сапрофитов, растущих на МПА, в р. Кубене равна 236 кл., что также несколько выше, чем в реках Уфтыге и Порозовице, где она была соответственно 104 и 186 кл./мл.

Наблюдения в мелких притоках проводились только в июле 1973 г. (табл. 40). Общая численность бактерий в их воде практически не отличалась от таковой в крупных притоках, но количество сапрофитов было значительно выше. Однако расходы ручьев и малых речек невелики – лишь около 0,2 км³/год и, естественно, не могут оказывать существенного влияния на озеро. Зоны повышенной концентрации бактерий ограничиваются лишь устьевыми участками. Более обширные зоны повышенной концентрации бактерий наблюдались в районе влияния крупных притоков и особенно р. Кубены (рис. 22).

В штилевую погоду речная вода распространяется широким языком и, видимо, по мере разбавления речной водой воды самого озера происходит постепенное повышение концентрации бактериопланктона. При встрах, направленных в реку, наиболее высокая численность бактерий была непосредственно в устьевых участках. Реки, впадающие в озеро, равнинные, имеют небольшой уклон и, следовательно, малые скорости течения (в устье при штиле – около 4 см/сек., Охлопкова, 1974). Поэтому даже небольшой направ-

Т а б л и ц а 40

Численность бактерий в притоках озера в июле 1973 г.

Река	Число месяца	Расход, м ³ /сек.	Цветность, град.	Общее количество бактерий, тыс. кл./мл	Количество сапрофитов, кл./мл
Кубена	6	106.0	50	769	256
Порозовица	2	7.0	59	1311	68
Уфтуга	3	13.3	47	565	78
Еда	5	-	-	1221	322
Кой	6	-	59	1371	688
Бол. Ельма	6	3.0	52	769	448

Т а б л и ц а 41

Цветность и окисляемость воды озера и его притоков

	Цветность, град. Pt-Co шкалы	Окисляемость, мг O /л	
		перманганатная	бихроматная
Оз. Кубенское	38-80	11.7-15.1	34.8-48.1
Р. Кубена	25-100	6.2-11.6	21.8-33.6
Р. Уфтуга	38-80	11.6-13.3	35.4-50.9
Р. Порозовица	38-59	13.1-13.5	35.4-38.0

ленный в реку ветер создает нагон озерной воды в устьях рек.

Повышение численности бактерий в зонах влияния притоков мы наблюдали ранее в Онежском озере (Александрова, 1973). На примере р. Вытегры, имеющей воду повышенной мутности, было установлено, что концентрация бактерий резко возрастает в чистой озерной воде на границе ее соприкосновения с мутным речным потоком. Здесь несомненно сыграло роль обогащение питательными веществами озерной воды в зоне контакта с речной, более насыщенной органическим веществом водой.

Вода притоков оз. Кубенского по концентрации органического вещества мало отличается от озерной. Как видно из табл. 40, цветность воды в притоках в июле 1973 г. была в пределах 47-

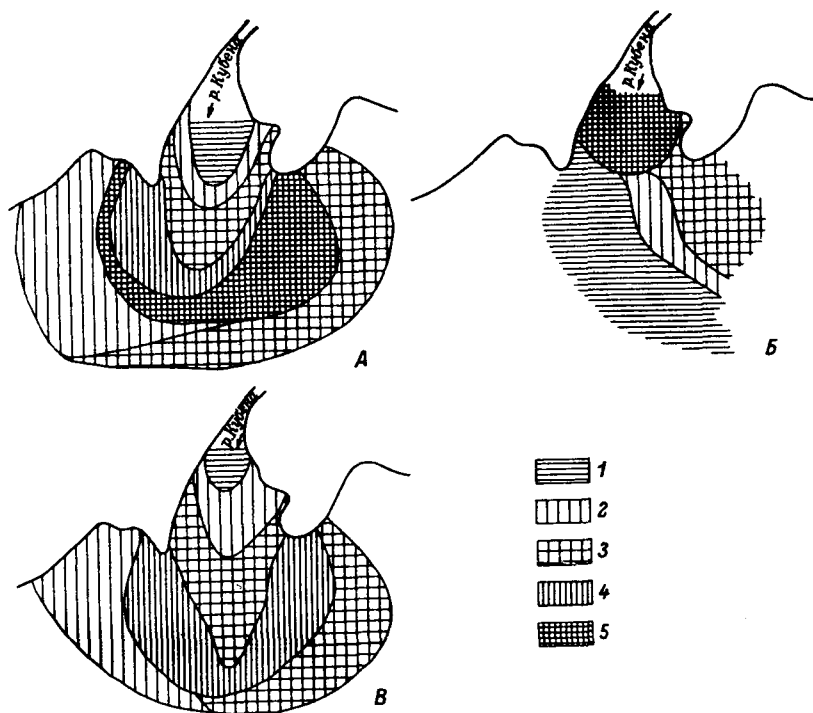


Рис. 22. Распределение бактериопланктона в районе устья р. Кубены при различной ветровой обстановке.

А - в штиль; Б - при ССЗ ветре; В - при СЗ ветре. 1 - до 1 млн кл./мл; 2 - от 1 до 1.5 млн кл./мл; 3 - от 1.5 до 2 млн кл./мл; 4 - от 2 до 2.5 млн кл./мл; 5 - от 2.5 до 3 млн кл./мл.

59°. Что же касается данных за 1972 г. (табл. 41), то максимальные значения перманганатной и бихроматной окисляемости в некоторые периоды в озере были даже несколько выше, чем в реках, что свидетельствует о накоплении органического вещества за счет автохтонных процессов в нем. И лишь в весенний период концентрация органического вещества в притоках больше, чем в озере. Так, по данным Л.Ф. Жехновской (гл. 1, наст. изд.), в мае 1973 г. цветность в р. Кубене была 116° против 80° в озере, а перманганатная окисляемость - соответственно 20.5 и 13.3 мг O /л. Тем не менее зона повышенной концентрации бактерий в районе р. Кубены существовала не только в весенний период, но также и летом и осенью и при различной динамической обстановке. Отсюда возникает вопрос, каким образом река влияет на озеро, в силу чего создаются зоны, богатые бактериопланктоном, и не играет

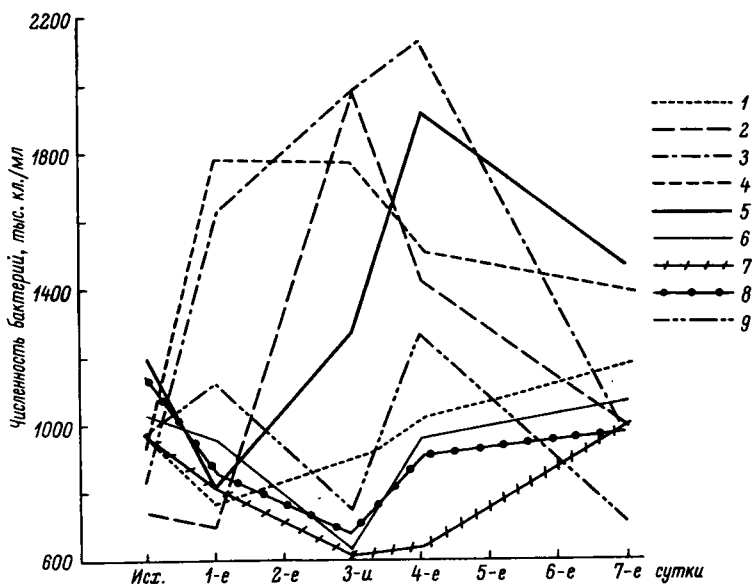


Рис. 23. Изменение численности бактерий при смешении объемов речной и озерной воды в различных соотношениях.

1 - речная вода; 2 - разбавление 1:10; 3 - разбавление 1:20; 4 - разбавление 1:30; 5 - разбавление 1:50; 6 - разбавление 1:75; 7 - разбавление 1:100; 8 - разбавление 1:250; 9 - озерная вода.

ли роль смешение озерных и речных вод. Мы сделали попытку выяснить значение этого смешения на формирование бактериопланктона. В аквариумы к 1 части речной воды добавили 10, 20, 30, 50, 75, 100, 250 частей озерной воды. Для контроля была взята чистая речная и чистая озерная вода. В течение недели проводились наблюдения за изменением общей численности бактерий и бактерий, растущих на МПА. Результаты показали, что в первые 4 дня значительное повышение количества бактерий по сравнению с исходным было при разбавлениях объемов воды в соотношении 1 : 10 - 1 : 50 (рис. 23). При смешении больших объемов озерной воды с речной в первые 3 дня, наоборот, произошло даже резкое снижение численности бактерий, в последующие дни количество их стало повышаться и на 7-й день приблизилось к исходному. Общее количество бактерий в контролях за 7 дней наблюдений прошло тот же путь изменений, что и в разбавлениях 1 : 75-1 : 250. Лишь в контроле с озерной водой после снижения на 3-й день численности бактерий на 4-й возник более резкий их пик, чем в указанных выше разбавлениях. Количество сапрофитов, растущих на МПА, в общих чертах

повторяет ход изменений общего количества бактерий. Механизм колебаний бактериопланктона пока еще не совсем ясен, однако из результатов опыта можно предположить, что смешение речной и озерной воды в каких-то определенных объемах благополучно влияет на развитие микрофлоры, и, вероятно, это происходит за счет взаимообогащения вод питательными веществами.

Изучая распределение численности бактериопланктона по акватории озера, мы заметили, что уровень развития, особенно сапрофитной микрофлоры, растущей на МПА, в южной половине озера, выше, чем в северной, примерно в 5 раз. В среднем за вегетационный период численность сапрофитов составляла соответственно 726 и 138 кл./мл. В северную половину озера впадает два из трех крупных притоков — реки Уфтыга и Порозовица. Однако их расходы, как показано в табл. 40, в 8–15 раз меньше, чем у р. Кубены, впадающей в южную половину озера. По нашим наблюдениям, повышенная численность бактерий в пределах 2–3 млн, отмеченная при впадении рек в озеро, образует здесь небольшие приустьевые зоны. В удаленных от устьев участках формирование бактериопланктона происходит, вероятно, за счет внутренних ресурсов. Как правило, численность бактерий здесь находилась в пределах 1 млн и лишь в отдельные периоды достигала 2 млн. Эта часть озера выделена и Л.Ф. Жехновской (глава 1, наст. изд.), как имеющая ряд отличительных черт по цветности, ВПК, рН и т.п.

В формировании бактериопланктона южной половины озера принимает участие р. Кубена. Как показали наши (гидрологические и гидрохимические) наблюдения, речной поток в зависимости от ветровой обстановки более или менее широко распространяется в озеро, образуя зоны повышенной концентрации бактерий, а затем направляется в сторону р. Сухоны. Подтверждается это и распределением осадков. А.А. Курочкина (гл. 2, наст. изд.) отмечает транзит осадков с содержанием 10–30% песка от р. Кубены к р. Сухоне. Следует учитывать и общее направление потока озерных вод. Как показали данные исследований (Озеро Кубенское..., 1977), при любом направлении ветра вся водная масса или придонные ее слои движутся в сторону р. Сухоны. Да и сама р. Сухона оказывает влияние на южную часть озера. В весенний период воды реки некоторое время могут течь вспять. Кроме того, в истоке р. Сухоны находятся поселки со скотными дворами, расположенными на берегу и являющимися источником органического загрязнения. При северном и северо-восточном ветре загрязненные воды поступают в озеро. На участке, прилегающем к потоку, мы наблюдали самую высокую для озера концентрацию бактерий. Так, на ст. 56 численность сапрофитов достигала 4000 кл./мл, а общее количество бактерий — 3–3.5 млн кл./мл. Очень показательны данные 1973 г. по четырем основным станциям продольного разреза, дающие представление о численности бактерий в разных концах озера (табл. 42).

Почти во все сроки на ст. 5, особенно в поверхностном горизонте, концентрация бактерий была вдвое выше, чем на прочих

Численность бактерий (в тыс. кл./мл)
на основных станциях продольного разреза озера (1973)

Станция	26 V	19 VI	18 VII	9 VIII	8 IX
1	$\frac{930}{656}$	$\frac{1176}{-}$	$\frac{904}{1084}$	$\frac{1311}{1108}$	$\frac{2148}{-}$
B	$\frac{701}{746}$	$\frac{1130}{-}$	$\frac{1243}{-}$	$\frac{1605}{2012}$	$\frac{1334}{-}$
4	$\frac{859}{1492}$	$\frac{860}{-}$	$\frac{1153}{1990}$	$\frac{1447}{1334}$	$\frac{1424}{-}$
5	$\frac{1713}{1221}$	$\frac{2080}{2103}$	$\frac{2261}{1289}$	$\frac{2170}{3210}$	$\frac{2830}{-}$

П р и м е ч а н и е. Числитель – поверхностный горизонт, знаменатель – придонный.

станциях. Подобные результаты были получены и В.И. Романенко в сентябре 1958 г. По его данным, численность бактерий в районе нашей ст. 5 была максимальной – 2.8 млн кл./мл., а на других станциях – не превышала 1.8 млн.

Наши данные хорошо согласуются и с анализами по БПК. Например, 25 VIII БПК на станциях 3 и 4 было 0.90 и 0.82 мг O_2 /л, на ст. 5 – 1.57 мг O_2 /л; 18 VII на ст. B – 1.32, на ст. 5 – 2.51 мг O_2 /л, а в самом истоке р. Сухоны 10 IX – даже 4.03 мг O_2 /л – величина, максимальная для оз. Кубенского. В зимний же период как численность бактерий, так и БПК здесь не отличались от других участков озера: численность бактерий была в пределах 500–700 тыс. кл./мл, а БПК – 0.97–1.28 мг O_2 /л. По многим признакам на ст. 5 явно сказывается загрязнение. Подтверждаются наши данные и исследованиями зообентоса, проведенными Т.Д. Слепухиной, и донных отложений – А.А. Курочкиной, (гл. 2, наст. изд.). Характер осадков и видовой состав макробентоса свидетельствуют о наличии в этом районе загрязняющих веществ, поступление которых возможно лишь из р. Сухоны. Для большей уверенности наших предположений мы провели специальные исследования на наличие и распределение кишечной палочки по разрезу от пос. Прилуки, расположенного в истоке р. Сухоны, до ст. 5, расположенной в центре южной оконечности озера (рис.20) Наблюдения проводились при северо-восточном направлении ветра. Получены следующие данные:

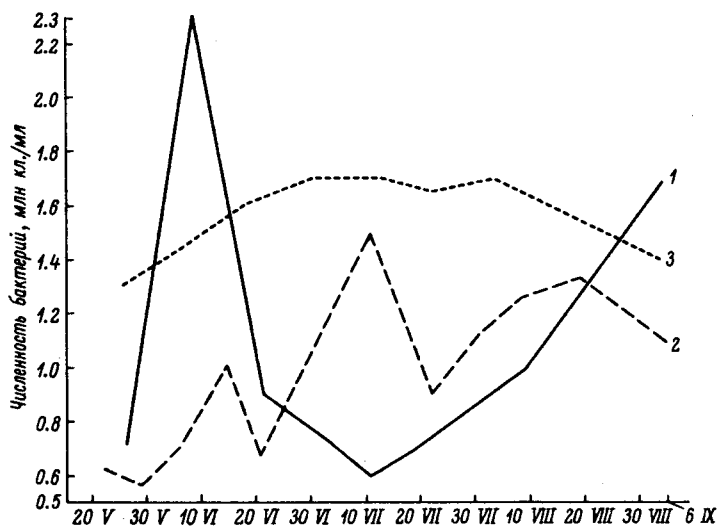


Рис. 24. Изменение численности бактерий на различных станциях озера в 1973 г.

1 - ст. 4; 2 - стр. 1; 3 - ст. 5.

Станция	Коли-индекс, кл./л
У пос. Прилуки	18200
2 С	9600
1 С	9000
5 Б	4000
5 В/1	2000
5	1000

6.2. Колебания численности бактериопланктона

Наблюдения на опорных станциях позволили проследить за изменениями численности бактериопланктона в оз. Кубенском в основном в вегетационный период. Подледные наблюдения проводились лишь в марте 1973 г. Согласно опубликованным данным, в развитии бактериопланктона отмечаются 2-3 максимума (Кузнецов, 1952; Романова, 1958; Драбкова, 1965, и др.). На оз. Кубенском в зависимости от расположения станций только за вегетационный период мы наблюдали от 1 до 5 пиков. На рисунках 24 и 25 показаны изменения концентрации бактерий на станциях, рас-

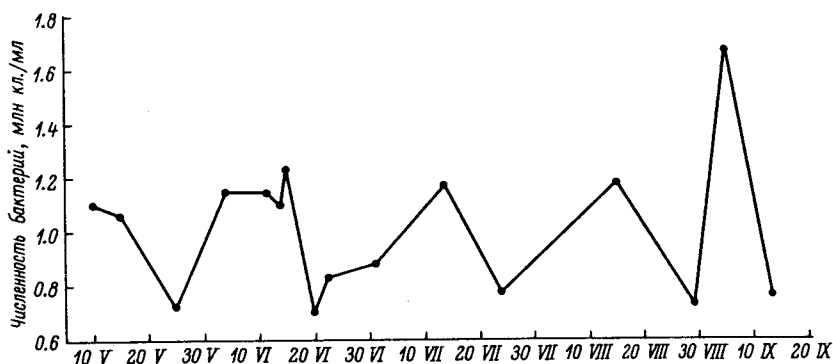


Рис. 25. Колебание численности бактериопланктона на ст. 4 в 1974 г.

положенных в различных концах озера. Безусловно, столь разные результаты на одном и том же озере в одно и то же время не дают права говорить о сезонных колебаниях.

Сезонные изменения концентрации бактерий в водоемах вызываются в основном двумя причинами: первая – паводок, когда в озеро приносится аллохтонная микрофлора и питательные вещества, стимулирующие развитие озерной микрофлоры; вторая – отмирание фитопланктона и макрофитов. Несомненно, в этих изменениях должна роль отводиться и зоопланктону, с одной стороны выедающему бактерии, с другой – являющемуся при отмирании источником развития микрофлоры.

Проследить в полной мере за влиянием паводка на озере нам не удалось, так как в 1973 г. работа началась после паводка, а в 1974 г. – в конце его. Результаты майских наблюдений 1974 г. показали очень высокую концентрацию сапрофитов, растущих на МПА, – от 342 до 1416 кл./мл. Минимальные количества этих бактерий были на порядок выше, чем в последующие месяцы (табл. 39). Общая численность бактерий во второй декаде мая была также повышенной (рис. 25), что уверенно можно отнести за счет паводка, так как наблюдения велись в штилевую погоду. Кроме того, ветровая обстановка в весенний период меньше влияет на уровень развития бактерий, так как в это время объем воды наибольший, глубина значительная и температура воды низкая, что затрудняет перемешивание до дна, а следовательно, сокращает возможность увеличения численности бактериопланктона за счет микрофлоры донных отложений.

Изменения биомассы бактерий в зависимости от развития фитопланктона и от деструкции органического вещества на ст. 4 показаны на рис. 26. Совершенно очевидно, что на озере развитие фитопланктона, как и микрофлоры, определяется ветровой обстановкой. Пики развития водорослей соответствуют штилевой погоде, а

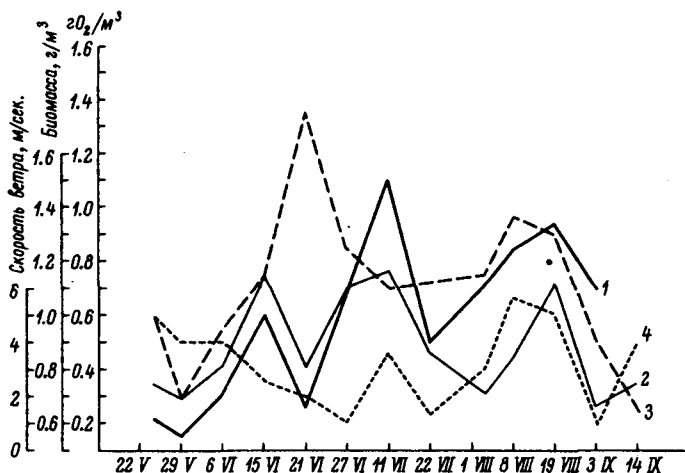


Рис. 26. Колебания суточной продукции, деструкции, биомассы бактерий в поверхностном слое воды озера при различных скоростях ветра.

1 - биомасса бактериопланктона; 2 - деструкции органического вещества; 3 - продукция фитопланктона; 4 - скорость ветра.

увеличение численности бактерий происходит при перемешивании, с возрастанием процесса деструкции органического вещества. Интенсивность последнего зависит не только от разложения фитопланктона, но и от взмучивания донных отложений, что искажает картину сезонных изменений развития микрофлоры. Поэтому сопоставление колебаний численности бактерий с фитопланктоном было не показательным и отразило лишь зависимость их величин от ветровой обстановки на озере. Более четкую картину дал анализ среднемесячной численности бактерий в вегетационный период. Он показал, что в озере плотность бактериального населения увеличивается от весны к осени и максимум отмечен в августе-сентябре (табл. 39). Следовательно, применительно к оз. Кубенскому можно говорить лишь о двух максимумах развития бактериопланктона - весеннем, связанном с паводком, и летне-осеннем.

Наблюдения на озере наглядно показали, что при анализе сезонных колебаний необходимо критически относиться к пикам численности бактериопланктона на отдельных станциях. Недопустима оценка сезонных колебаний на основании наблюдений на одной станции. На мелких водоемах изменения численности бактерий в воде часто зависят от ветровой обстановки, что искажает картину сезонных колебаний микрофлоры, связанных с биологическими процессами. С этой точки зрения, более достоверны среднемесячные результаты на станциях, разбросанных по всему озеру.

6.3. Время генерации и продукция бактериопланктона

Для определения биомассы бактерий нами был рассчитан объем бактериальной клетки. Он равнялся в среднем 0.78 мкм^3 . Сырой вес биомассы в 1973 г. колебался от 0.494 до 1.394 мг/л и от 693 до 1374 мг/л в 1974 г. Наиболее низкая биомасса соответствовала подледному периоду, максимальная наблюдалась в августе-сентябре.

Время генерации бактерий представлено в табл. 43. Оно колеблется в зависимости от времени наблюдений и по глубине от 36 до 245 часов в 1973 г. и от 41 до 323 часов в 1974 г. Больших различий между данными для открытого озера и зарослевой зоны не обнаружено, что дало нам возможность принять время генерации по ст. 4 для расчета продукции всего озера.

Расчет суточной продукции проводился по формуле Г.Г. Винберга (1972) на том основании, что выедание бактерий было весьма незначительным - $2-4.5$ тыс кл./мл. Суточная продукция в оз. Кубенском составила в 1973 г. от 64 до 321 тыс кл./мл, или $0.050-0.250 \text{ г/м}^3$ (табл. 44), за вегетационный период - 28.98 г/м^3 сырой биомассы. В энергетическом выражении это составляет 84 ккал./м^2 . Продукция бактерий на весь водоем в углероде составила 4210 т .

В 1974 г. продукция была несколько выше, чем в предыдущем году. Это совпадает с результатами Н.Ю. Сенатской (гл. 5, наст. изд.), которая отмечает, что при близких значениях фотосинтеза окисление органического вещества в 1974 г. шло более активно. Суточная продукция в 1974 г. была $115-556$ тыс кл./мл, или $0.090-0.434 \text{ г/м}^3$. Самая низкая продукция была в июне (в 1973 г. - в мае и марте), максимальная - в сентябре (в 1973 г. - в августе). В 1974 г. за вегетационный период она была 45.54 г/м^3 , или 133 ккал./м^2 . На весь водоем продуцировалось 6609 т С .

Суточный Р/Б-коэффициент в 1973 и 1974 гг. изменялся соответственно в пределах $0.08-0.19$ и $0.12-0.33$, а за сезон составил 23.4 и 46.8 . В табл. 45 приведены данные по продукции бактерий оз. Кубенского и других водоемов. Результаты показали, что по своим продукционным возможностям оно близко к мезотрофному оз. Нарочь. Однако по величине суточной продукции в 1 м^3 воды оз. Кубенское приближается к оз. Мястро, занимающему промежуточное положение между мезотрофным озером Нарочь и эвтрофным озером Баторин.

Т а б л и ц а 43

Время генерации бактерий в озере

1973 г.				1974 г.							
Дата	Станция	Гори- зонт, м	Время генера- ции, час.	Дата	Станция	Гори- зонт, м	Время генера- ции, час.	Дата	Станция	гори- зонт, м	Время генера- ции, час.
29 У	4	0	120	15 У	4 ¹	0	58	1 УII	Заросли	0	46
		2	245	4 УI	4	0	323	14 УII	8 буй	0	41
		3.8	200			5	136	14 УII	Заросли	0	147
6 УI	4	0	140	13 УI	4	0	181	18 УIII	4	0	52
		2	70			0.5	58	4 IX	4	0	50
13 УII	4	0	36	13 УI	Заросли тростни- ка у р. Кубены	5.5	270			3.5	58
		3	128			0	187				
16 УIII	4	0	116			1	193				
		2.5	52			2	141				

Т а б л и ц а 44

Продукция бактерий в озере

Месяц	1973 г.				1974 г.			
	Время генерации, час.	Суточная продукция		Суточный Р/Б-коэффициент	Время генерации, час.	Суточная продукция		Суточный Р/Б-коэффициент
		тыс. кл./мл	г/м ³			тыс. кл./мл	г/м ³	
Март	200	64	0.050	0.10	-	-	-	-
Май	188	90	0.070	0.08	58	306	0.239	0.33
Июнь	105	205	0.160	0.15	172	115	0.090	0.12
Июль	82	265	0.207	0.19	94	276	0.215	0.25
Август	84	321	0.250	0.18	53	367	0.286	0.31
Сентябрь	200	154	0.120	0.09	54	556	0.434	0.32

Т а б л и ц а 45

Продукция бактерий в различных водоемах

Водоем	Средняя суточная продукция за вегетационный период		Ккал./м ²	Р/Б-коэффициент		Источник	
	тыс. кл. мл	г/м ³		суточный	за вегетационный период		
							Оз. Кубенское
	1974	324	0.252	132	0.26	46.8	" "
Оз. Нарочь	-	0.051	84	0.18	62.6	Потапенко, 1968	
Оз. Мястро	-	0.291	286	0.27	70.4	" "	
Оз. Баторин	-	0.552	298	0.18	38.3	" "	
Иркутское водохранилище	47	0.210	-	-	-	Кожова, 1974	

6.4. физиологические группы бактерий

Биохимическое потребление кислорода и численность сапрофитов, растущих на МПА, дают представление о количестве и интенсивности разложения нестойкого органического вещества. В целом в озере содержание его невелико, что характерно для водоемов мезотрофного типа. Однако определение количества бактерий, растущих на МПА, ведется на довольно концентрированных средах. А, как уже отмечалось неоднократно в литературе, рост на стандартном МПА дает заниженные результаты, так как для многих сапрофитных бактерий концентрация питательных веществ, применяемая в среде, является токсичной (Никифорова, 1974; Никифорова, Романенко, 1974, и др.). Мы проводили посев на стандартном и обедненном в 10 раз МПА. Учитывалось также количество споровых форм, которые, как считает ряд исследователей (Кузнецов, 1952; Родина, 1965), являются хорошим показателем стадии разложения органического вещества.

Для определения пространственных изменений численности бактерий, растущих на обедненном МПА, мы провели исследования по разрезу р. Кубена-ст. 4. Кроме того, ежемесячно велись наблюдения на ст. 4 и в зарослях в течение всего экспедиционного периода. Результаты наблюдений представлены в табл. 46. Данные показали, что на 10%-ном МПА вырастает бактерий на 18-91% больше, чем на стандартном, причем величина расхождения зависит больше от времени, чем от места отбора проб. В мае на исследуемом разрезе отношение количества клеток, растущих на 10%-ном МПА, к количеству клеток на стандартном МПА (отношение а:б) находится в пределах 1.2-2.0. Такое же отношение было и в первой половине июня. Во второй половине июня и в июле оно возросло до 3.3-5.8, а в зарослях - до 11.7. Г.Л. Марголина (1965, 1971), проводившая аналогичные наблюдения в Череповецком и Горьковском водохранилищах, показала, что во вновь залитом водохранилище численность олигокарбофиллов в десятки раз превышает количество сапрофитов, растущих на стандартном МПА. В установленных же водоемах количество их находилось примерно в таком же соотношении, что и в оз. Кубенском. Автор предполагает, что такое резкое увеличение олигокарбофиллов происходит за счет повышенного поступления органического вещества из затопляемых почв и растительности.

Несколько иную интерпретацию своих данных дает В.Г. Драбкова (1971). Ею рассматривалась численность олигокарбофиллов в оз. Красном и в его притоках. Результаты показали, что в притоках, богатых органическим веществом, и особенно в тех, куда впадают сточные воды, содержание олигокарбофиллов значительно ниже, чем бактерий, учитываемых на МПА. В озере же олигокарбофиллов в 3-6 раз больше, чем бактерий, выросших на МПА. Автор считает, что наличие олигокарбофиллов является показателем мало-

Т а б л и ц а 46

Результаты роста бактерий на стандартном и 10%-ном МПА в воде озера в 1974 г.

Дата	Станция	Количество бактерий						а : б
		на стандартном МПА			на 10%-ном МПА			
		кл./мл (б)	споры кл./мл	% спор	кл./мл (а)	споры кл./мл	% спор	
11 У	1 К/1	672	336	50	1120	144	13	1.7
	1 К	1136	526	46	1464	220	14	1.3
	1 К/2	1260	344	29	2500	240	10	2.0
	4 Б	1240	140	11	1696	278	16	1.4
	4 в	700	48	7	552	148	27	-
	4 ¹	406	9	2	504	140	28	1.2
4 УІ	4	149	20	13	260	54	21	1.8
11 УІ	4	63	-	-	77	-	-	1.2
13 УІ	4	92	40	43	139	37	27	1.5
22 УІ	4	48	10	21	280	-	-	5.8
1 УІІ	4	36	12	33	119	-	-	3.3
14 УІІ	4	160	67	42	-	-	-	-
4 ІХ	4	2276	3	0.1	-	-	-	-
4 УІ	Заросли	316	103	33	302	204	68	1.0
13 УІ	"	67	44	66	156	74	47	2.3
1 УІІ	"	103	43	42	1202	-	-	11.7
4 ІХ	"	122	5	4	-	-	-	-

го содержания легко окисляемого органического вещества. Наши данные в какой-то мере подтверждают эти выводы. Совершенно очевидно, что роль олигокарбофилов летом возрастает при уменьшении содержания общего органического вещества в воде.

В настоящее время олигокарбофилам уделяется все большее внимание, так как несомненно, что в водоемах количество питательных веществ значительно меньше, чем в применяемых средах. В.И. Романенко (1973), используя в качестве среды стерильную озерную воду, показал, что бактерии способны развиваться в отсутствии консументов.

Споровые формы бактерий в исследованных пробах воды, выросшие на МПА, составили 0.1–66%, на 10%-ном МПА – 10–68% (табл. 46). На разрезе р. Кубена-ст. 4 (рис. 20) количество спор, развившихся на стандартном МПА, постепенно снижалось от реки к озеру с 50 до 2%, в то же время на обедненном МПА зафиксировано увеличение их количества в сторону озера с 10–14 до 28%. Последующие наблюдения на ст. 4 и в зарослях показали, что не всегда количество спор олигокарбофилов меньше, чем развившихся на стандартном МПА. Например, 4 У1 процент первых был выше почти в 2 раза, а 13 У1, наоборот, в 1.5 раза ниже. Следовательно, для объяснения роли тех и других споровых форм в процессе разложения органического вещества требуются дополнительные исследования.

В водоеме продуцируется большое количество органического вещества. По данным И.М. Распопова (гл. 3, наст. изд.), М.А. Рычковой (гл. 4, наст. изд.), Н.Ю. Сенатской (гл. 5, наст. изд.), в оз. Кубенском продуцируется макрофитами 5.8 тыс. т углерода, перифитомом – до 3.5 тыс. т, фитопланктоном – до 30 тыс. т. Большая часть после отмирания подвергается минерализации при участии различных физиологических групп бактерий.

После процесса аммонификации, в котором участвуют рассмотренные выше бактерии, растущие на МПА, идет процесс нитрификации, образующий необходимые для водорослей соединения азота. Нами определялась нитрификационная способность воды, которая дает представление о потенциальной возможности бактерий к нитрификации. Данные определения проводились в мае на 8 станциях продольного разреза. Нитрификационная способность воды оз. Кубенского оказалась равной 0.05–0.15 мг N /л, что в десятки раз ниже, чем в оз. Красном на Карельском перешейке (Драбкова, 1971) и примерно равна нитрификационной способности открытой части Онежского озера (Александрова, 1973). Слабая нитрификационная способность согласуется с содержанием нитратов в воде, которые чаще отсутствуют, реже определены в количестве 0.025–0.4 мг N /л.

Азотфиксирующим бактериям принадлежит роль пополнения соединениями азота в озерах. Из многочисленных видов бактерий, усваивающих свободный азот воздуха, мы определили только два – *Azotobacter* и *Clostridium pasteurianum*. *Azotobacter* был обнаружен практически на всех станциях в количестве от 1 до

Т а б л и ц а 47

Физиологические группы бактерий (в кл./мл)
в воде озера

Станция	Горизонт, м	Azoto- bacter	Clostri- dium pasteu- rianum	Денитри- фицирую- щие бак- терии	Масляно- кислые бактерии	Целлюло- зо-разла- гающие бактерии
24 VI 1973						
7	0	0	5	0	10	10
	2.2	0	0	27	10	10
4 ¹	0	0	5	57	5	100
	4.0	100	10	43	10	10
5	0	0	0	58	10	100
	3.0	1	10	47	10	10
26 V 1974						
5	0	0	0	22	10	10
	3.5	10	100	41	10	100
56	0	0	10	10	0	100
	3	10	10	12	10	10
2с	0	10	10	64	10	100
4	0	0	10	26	0	10
46	0	100	100	80	10	100
4в	0	100	1000	24	10	100
2 П	0	100	1000	36	10	100
1 П	0	10	10	12	100	10
3	0	0	0	7	10	10
	3.5	10	10	148	0	10

100 кл./мл (табл. 47). Почти 100%-ная встречаемость этого вида зарегистрирована в придонных горизонтах. Из поверхностных горизонтов воды при посеве 0.01-1.0 мл исследуемой воды данный организм на некоторых станциях выделен не был. *Clostridium pasteurianum* обнаружен во всех пробах. Численность его 5-1000 кл./мл. Максимальные концентрации приурочены к приустьевым участкам рек Кубены и Порозовицы. Любопытно, что на ст.7, расположенной в зоне влияния р. Уфтьюги, ни один из исследуемых азотфиксаторов обнаружен не был.

Потери азота в водоеме вызывается развитием денитрифицирующих бактерий. При массовом развитии они наносят большой вред водоемам, уменьшая запасы элемента, необходимого для жизни

различных организмов. Денитрификаторы были выделены из всех проб во всей толще воды (за исключением поверхностного горизонта ст. 7) в количестве от 10 до 148 кл./мл. Для оз. Кубенского в зимний период характерно малое количество кислорода - 3.48-4.54 мг/л (24-32% насыщения), что, несомненно, способствует развитию процесса денитрификации в воде.

С.И. Кузнецов (1970) отмечает, что в воде мезотрофных озер денитрифицирующие бактерии встречаются в количестве от 10 до 800 кл./мл воды и преимущественно при дефиците кислорода. В озерах с нормальным кислородным режимом денитрификаторы в воде встречаются в небольших количествах. Так, в оз. Красном В.Г. Драбковой было обнаружено не более 10 кл./мл воды, в олиготрофном Онежском озере данные бактерии не были обнаружены вообще.

Водная растительность является источником поступления в озеро клетчатки, которая разлагается под действием целлюлозо-разрушающих бактерий. Их количество в воде оз. Кубенского колебалось от 10 до 100 кл./мл. Обычно основная концентрация этих бактерий наблюдалась вблизи разлагающихся макрофитов и остатков древесины. В открытых участках озера их концентрация минимальна. По данным С.И. Кузнецова (1970), в озерах Белом и Глубоком в Московской области содержание бактерий, разлагающих клетчатку, составляло от 1 до 600 кл./мл воды. Численность была наиболее высокой в период отмирания растений.

При разложении растительных и животных остатков идет процесс расщепления различных углеводов с образованием масляной кислоты. Количество бактерий, участвующих в маслянокислом брожении, было в основном в пределах 10 кл./мл воды и лишь в устье р. Порозовицы (ст. 1П) - 100 кл./мл. Эти бактерии широко распространены в озере и обнаружены, хотя и в небольшом количестве, на всех исследованных станциях либо во всей толще, либо только в придонных слоях воды.

Таким образом, содержание перечисленных видов бактерий говорит о развитии процессов, связанных с минерализацией азотных и углеводородных соединений органического вещества. Количество их характерно для мезотрофных озер.

6.5. М и к р о ф л о р а д о н н ы х о т л о ж е н и й

Из работы А.А. Курочкиной (гл. 2, наст. изд.) видно, что донные отложения оз. Кубенского слагаются из песков (43%), мелких алевритов (46%) и пелитов (11%). Небольшую площадь занимают камни и глины.

Анализ общей численности бактерий в поверхностном слое донных отложений показал очень низкую их концентрацию - в пределах 38-170 млн кл./г. Достаточно сказать, что в грунтах оли-

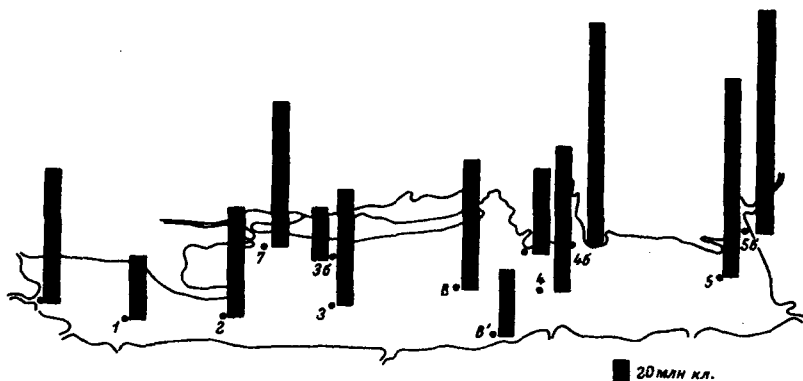


Рис. 27. Распределение микроорганизмов в поверхностном слое донных отложений озера.

готропоного Онежского озера количество микроорганизмов было от 50 до 1070 млн кл./г (Александрова, 1973), в Рыбинском водохранилище – 520–1950 млн (Романенко, 1973), в оз. Красном – от 100 до 600 млн (Драбкова, 1971).

Весьма интересен факт малого накопления органического вещества в донных отложениях оз. Кубенского. Потеря при прокаливании составляет в песках 0.45–4.05%, в крупных алевритах – 2.3–10.7%, в мелких алевритах – 4.22–12.25%. Это можно объяснить и хорошим перемешиванием водной массы озера, захватывающим поверхностные слои осадков, что неизбежно при малой глубине водрема и большой его открытости. Нельзя пренебречь и еще одним фактором – сносом органического вещества в южную часть озера, а затем в р. Сухону. Это очень наглядно иллюстрируется распределением осадков, БПК и общим количеством бактерий в воде, приведенными выше, и распределением донной микрофлоры (рис. 27). Концентрация бактерий в районе р. Сухоны в 3–4 раза выше, чем на северных станциях. Причем, если проследить за распределением бактерий по продольному разрезу (по фарватеру), то видно, что нарастание количества бактерий идет постепенно. Повышенная численность бактерий отмечена и в приустьевых участках.

Концентрация сапрофитов, растущих на МПА, в донных отложениях озера оказалась весьма значительной (табл. 48).

Распределение сапрофитов по площади дна озера аналогично распределению общей численности бактерий. Интересен факт обнаружения в местах возможного загрязнения (ст. 4в, 5, 5б) значительного количества *Bacterium micoides*, численность которых иногда достигает 10–15% от числа сапрофитов. Эти бактерии постоянно встречались в р. Сухоне в районе ЦБК (до 20% от числа сапрофитов).

Т а б л и ц а 48

Количество сапрофитов в донных отложениях озера

Станция	Тыс. кл./г	Станция	Тыс. кл./г	Станция	Тыс. кл./г
1/1	138	3	183	О. Каменный	200
1	105	36	104	46	403
2	160	В	208	5	312
2в	112	В/1	161	56	338
7	169	4	245		

Т а б л и ц а 49

Количество бактерий (в тыс. кл./г),
участвующих в минерализации соединений азота
и углерода в поверхностном слое донных отложений озера

Станция	Azotobacter	Clostridium pasteurianum	Денитрифицирующие бактерии	Целлюлозоразрушающие бактерии	Маслянокислые бактерии
1	1.0	1.0	14	1.0	1.0
2	1.0	1.0	15	1.0	1.0
7	0.1	0.1	27	0.0	0.1
4	1.0	1.0	22	1.0	1.0
5	1.0	1.0	31	1.0	1.0
56	10.0	1.0	40	1.0	1.0

Наличие бактерий, участвующих в круговороте азота и углерода, определялось на 6 станциях, расположенных в разных концах озера. Как видно из табл. 49, *Azotobacter* в донных отложениях оз. Кубенского встречается в концентрации 0.1-10.0 тыс кл./г, *Clostridium pasteurianum* - 0.1-1.0 тыс кл./г. В такой же концентрации обнаружены целлюлозоразрушающие и маслянокислые бактерии, а денитрификаторы - в количестве от 14 до 40 тыс кл./мл. Распределение последних хорошо отражает различия в плотности бактериального населения между северной и южной половинами озера. Количество денитрификаторов на станциях 5 и 56 вдвое больше, чем на станциях 1 и 2.

Т а б л и ц а 50

Вертикальное распределение бактерий в донных отложениях озера в 1973 г.

Горизонт, см	Характер отложений	Общее количество бактерий, млн кл./г	Количество сапрофитов, тыс.кл./г
Ст. 2, 7 сентября			
0	Бурый жидкий ил с песком	41	160
1	Темный опесчаненный ил	63	43
2	То же	95	28
4	Бурый плотный ил с песком	122	36
7	То же	147	28
10	" "	145	18
20	Бурый плотный ил с мелким песком	88	47
30	То же	79	18
Ст. В (7 буй), 3 сентября			
0	Бурый жидкий наилок	97	208
2	Бурый, сильно обводненный алеврит	50	94
4	То же	88	46
6	" "	113	80
9	Бурый алеврит с темными прожилками более плотной консистенции	81	70
12	Темно-бурый ил средней плотности	104	93
15	Бурый плотный алеврит	152	99
25	То же	57	42
36		90	42
О. Каменный, 4 сентября			
0	Бурый тонкий наилок с темным песком	66	200
1	Бурый жидкий ил с мелким алевритом	113	69
3	Темный ил с мелким алевритом	95	50
5	Бурый ил с темными прожилками и мелким алевритом	77	85

Т а б л и ц а 50 (продолжение)

Горизонт, см	Характер отложений	Общее количество бактерий, млн кл./г	Количество сапрофитов, тыс.кл./г
8	Бурый плотный ил с мелким алевритом	59	48
11	То же	63	30
14	Бурый плотный ил с очень мелким песком	43	38
18	То же	61	10
23	" "	54	10
Ст. 5 (13 буй), 30 августа			
0	Тонкий бурый ил с мелким алевритом	131	138
1	Мелкий заиленный песок	201	208
2	Черный заиленный песок	104	30
4	Черный ил с мелким песком	147	31
6	Бурый плотный опесчаненный ил	61	96
9	Бурый плотный алеврит	81	72
12	То же	34	72
15	" "	48	24
18	" "	63	20
20	" "	34	13
22	" "	45	12
24	Бурый плотный сильно опесчаненный ил	52	8
26	То же	52	7
28	" "	97	19

Донные отложения ст. 7 представлены песками. Здесь отмечена наиболее низкая концентрация практически всех групп бактерий. Распределение численности бактерий и сапрофитов, растущих на МПА, по глубине представлено в табл. 50. Четыре колонки донных отложений были взяты в разных участках озера.

Распределение бактерий по глубине во многом зависит от текстуры осадков, как было показано нами на примере Онежского озера (Александрова, 1973): в однородных колонках идет затухание общей численности бактерий с глубиной. В сложных колонках повышенная концентрация наблюдалась на некоторой глубине. Во всех четырех колонках оз. Кубенского максимум численности был не на поверхности (который, кстати, оказался весьма обедненным),

а преимущественно на глубине 1–5 см. Малая численность бактерий в наилке весьма любопытна, так как до сих пор и в наблюдаемых нами водоемах, и согласно литературным данным, наилкам присуща повышенная концентрация бактерий.

Распределение сапрофитов в осадках оз. Кубенского аналогично распределению данной группы бактерий и в других озерах, т.е. максимум отмечен в поверхностных горизонтах. В данном случае максимальное количество сапрофитов наблюдалось лишь в самом поверхностном слое осадков (табл. 50). Затем происходит резкое падение концентрации сапрофитов, после чего идет постепенное снижение их количества с глубиной. Глубина, на которой в осадках наблюдается высокая численность сапрофитов, растущих на МПА, в разных озерах различна. Например, на Онежском озере она была не более 5 см (Александрова, 1973), на озерах Карельского пещерейка – до 15 см (Драбкова, 1966). Это во многом зависит от продуктивности водоема и от мощности водного слоя, способствующего окислению органического вещества, и в первую очередь нестойкого.

6.6. Процессы самоочищения водоемов

Анализ органического вещества в донных отложениях, проведенный А.А. Курочкиной (гл. 2, наст. изд.), показал, что в оз. Кубенском сильно развиты процессы минерализации, которые можно связать с интенсивным перемешиванием водной массы и взмучиванием, способствующим процессам окисления поверхностных слоев донных отложений.

Мы сделали попытку проанализировать интенсивность процесса минерализации на основании данных общей численности бактерий и количества сапрофитов, растущих на МПА.

Принято считать, что отношение общей численности бактерий к численности сапрофитов, растущих на МПА (K), дает представление об интенсивности процесса самоочищения. Чем больше K , тем чище вода, тем замедленнее идет процесс разложения органического вещества при малой величине его легкоразложимой фракции.

В воде озера K находится в следующих пределах:

март – 3130–10000	июль – 565–11900
май – 3130–33400	август – 810–30000
июнь – 1500–19000	сентябрь – 810–16000

На основной акватории озера коэффициент достигает десятков тысяч. В приустьевых участках с марта по июнь – 1500–3000, а в июле–сентябре – 500–800. В грунтах отношение численности бактерий к сапрофитам было 260–1080. Низкие значения K свидетельствуют об активной реакции микроорганизмов на поступающее органическое вещество.

Т а б л и ц а 51

Отношение общей численности микроорганизмов
к численности сапрофитов, растущих на МПА, (К)
в озерах различного типа

Озеро	Тип водоема	К	Источник
Онежское	Олиготрофный	650-124670	Александрова, 1973
Байкал	"	3400-195540	Романова, 1958
Кубенское	Мезотрофный	260-11080	Собственные данные
Красное	"	2720-6250	Драбкова, 1971

Представляет интерес сравнение К грунтов оз.Кубенского с аналогичными показаниями для других водоемов (табл. 51). Олиготрофные водоемы имеют более значительный градиент значений К по сравнению с мезотрофными. Объясняется это, вероятно, тем, что всякое поступление в бедные олиготрофные водоемы свежего органического вещества вызывает активную реакцию микрофлоры. В прибрежной зоне, в заливах, в зонах влияния притоков крупных олиготрофных озер трофность часто значительно выше, чем в центральных районах озера, как это было отмечено на Онежском озере (Александрова, 1975), Байкале (Младова, 1971), Севане (Гамбарян, 1968) и др. Отсюда и столь резкие колебания отношения численности бактерий к количеству сапрофитов, растущих на МПА. Мезотрофные водоемы имеют большой внутренний запас органического вещества и менее реактивны на поступления извне.

В заключение можно сказать, что в воде и грунтах оз. Кубенского процесс минерализации идет активно. Довольно значительная роль в этом принадлежит сапрофитной микрофлоре.

Л и т е р а т у р а

- Александрова Д.Н. Бактериопланктон и микрофлора донных отложений Онежского озера. - В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 5-83.
- Александрова Д.Н. Численность и биомасса бактерий в воде и донных отложениях литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 183-192.

- В и н б е р г Г.Г. Исследования биологического баланса энергии и биологической продуктивности озер в Советском Союзе. - Экология, 1972, № 4, с. 5-18.
- Г а м б а р я н М.Е. Микробиологические исследования озера Севан. - Ереван, 1968. 165 с.
- Д р а б к о в а В.Г. Динамика численности бактерий, время генерации и продукции бактерий в воде оз. Красного (Пуннус-ярви). - Микробиология, 1965, т. 34, № 6, с. 1063-1069.
- Д р а б к о в а В.Г. Окислительно-восстановительный потенциал и распределение бактерий в поверхностном слое ила некоторых озер Карельского перешейка. - Микробиология, 1966, т. 35, № 6, с. 1080-1085.
- Д р а б к о в а В.Г. Микрофлора и ее деятельность в воде и донных отложениях оз. Красного в годовом цикле. - В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 258-325.
- К о ж о в а О.М. Продукция бактериопланктона ангарских водохранилищ. - Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 5, с. 36-41.
- К у з н е ц о в С.И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1970. 439 с.
- К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. Лабораторное руководство. М.-Л., 1969. 127 с.
- М а р г о л и н а Г.Л. Микробиологическая характеристика Череповецкого водохранилища в первый год его заполнения. - Микробиология, 1965, т. 34, вып. 4, с. 720-727.
- М а р г о л и н а Г.Л. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища и интенсивность распада органического вещества в его воде. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 43-48.
- М л а д о в а Т.Н. Микроорганизмы донных отложений. - В кн.: Лимнология придельтовых пространств Байкала. Л., 1971, сс. 90-95.
- Н и к и ф о р о в а Е.П. Рост бактерий на органическом веществе натуральной воды. - Биология внутренних вод, 1974, № 22, с. 11-15.
- Н и к и ф о р о в а Е.П., Р о м а н е н к о В.И. Развитие бактерий на органическом веществе воды Рыбинского водохранилища при низкой температуре. - Биология внутренних вод. 1974, № 22, с. 15-17.
- О з е р о К у б е н с к о е. Ч. I. Гидрология. Л., 1977, 307 с.
- О х л о п к о в а А.Н. Течения и внутренний водообмен. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 15-16.
- П о т а е н к о Ю.С. Сезонная динамика общей численности и биомассы бактерий в воде Нарочанских озер. - Микробиология, 1968, т. 37, № 3, с. 540-548.
- Р о д и н а А.Г. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. М.-Л., 1965, 361 с.

- Р о м а н е н к о В.И. Краткая микробиологическая характеристика р. Шексны и Северо-Двинского канала. - Бюл. Ин-та биологии водохранилищ, 1959, № 5, с. 9-11.
- Р о м а н е н к о В.И. Размножение бактерий на природной воде. - Биология внутренних вод. Информ. бюл., 1973, № 17, с. 5-7.
- Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974. 194 с.
- Р о м а н о в а А.П. Сезонная динамика бактериопланктона, его горизонтальное и вертикальное распределение в южной части Байкала. - Изв. СО АН СССР, 1958, № 7, с. 114-124.

ПРОЦЕССЫ СЕДИМЕНТАЦИИ ДИАТОМЕЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ДИАТОМОВЫХ КОМПЛЕКСОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

Физико-географические особенности оз. Кубенского, а именно — огромная акватория (400 км²) при очень небольшой глубине (до 4.5 м) и значительной протяженности в направлении господствующих северо-западных ветров (длина озера 54 км при ширине 10 км), делают его весьма интересным объектом для исследования процессов седиментации и формирования диатомовых комплексов в осадках. Значение таких исследований заключается в возможности более полно и правильно интерпретировать результаты диатомового анализа донных отложений при реконструкциях палеогеографических особенностей древних водоемов в разные периоды формирования их донных отложений (Кабайлене, 1970; Давыдова, 1971; Хурсевич, 1973).

Изучение состава диатомей и их распределения на дне оз. Кубенского проведено на 44 станциях (рис. 28, см. вкл.) для которых имеются данные по гранулометрическому составу, сортировке, содержанию органического вещества, а также по ряду химических компонентов донных отложений (гл. 2, наст. изд.).

Отбор образцов производился стратометром Перфильева и штанговым дночерпателем; на диатомовый анализ отбирался наилкок, т.е. верхний жидкий неконсолидированный слой осадка, а на песках — верхний слой мощностью до 1 см. Образцы обрабатывались по количественной методике, позволяющей определить общее содержание створок диатомей в 1 г осадка при натуральной влажности, а также количество створок каждого вида.

7.1. Общая характеристика диатомей в отложениях

Всего в отложениях оз. Кубенского встречено 192 вида и разновидности диатомовых водорослей, обитающих в его планктоне и бентосе (табл. 52). Из планктонных диатомей встречено 24 таксона рангом ниже рода (табл. 53). Наиболее характерны для озера представители рода *Melosira*, 5 из которых были встречены более чем на 90% станций, т.е. практически повсеместно. Melo-

1

Глава написана Н.Н. Давыдовой.

Таблица 52

Максимальная численность и встречаемость диатомей различных экологических групп в поверхностных отложениях озера.

По месту обитания: П - планктона, О - обрастаний, Д - донные. По отношению к содержанию солей в воде: И - индиференты, Гл - галофилы, Гб - галофобы. По географическому распространению: К - космополиты, Б - бореальные, С - северальпийские. Ч - максимальная численность в тыс. створок в 1 г осадка при натуральной влажности, В - встречаемость (количество станций, где была встречена данная диатомея).

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупно-алевритовые		мелко-алевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>Achnanthes affinis</i> Grun.	ОИБ	-	-	-	-	4.5	1	-	-	-	-	1
<i>A. biasoletiana</i> (Kütz.) Grun.	ОГЛБ	4.4	1	0.8	1	-	-	-	-	-	-	2
<i>A. borealis</i> A.Cl.	ОИС	41.8	1	1.6	4	12	5	2.7	4	3.2	2	16
<i>A. clevei</i> Grun.	ОИБ	2.2	2	15.5	5	12	4	5.3	2	6	1	14
<i>A. conspicua</i> A. Mayer	ОИБ	-	-	-	-	3	1	2	1	-	-	2
<i>A. dispar</i> Cl.	ОГЛБ	15.4	1	0.8	1	3	2	-	-	-	-	4
<i>A. exigua</i> Grun.	ОИК	2.2	2	4	4	3	2	2.7	3	-	-	11
<i>A. kryophila</i> Boye P.	ОИС	2.2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun.	ОИК	4.4	3	3	3	4	4	12	1	-	-	11
<i>A. lanceolata</i> var. elliptica Cl.	ОИС	6.6	4	12	5	18	9	12	8	4	1	27
<i>A. oestrupii</i> (A. Cl.) Hust.	ОИС	13.2	3	7.3	5	10	5	3.3	5	-	-	18
<i>A. peragalloi</i> Brun. et Heib.	ОИБ	11	1	1.5	1	9.6	5	-	-	-	-	7
<i>Amphiprora ornata</i> Bail.	ОИБ	-	-	13	1	3	5	8	13	-	-	19
<i>Amphora costulata</i> Skv.	ДИБ	-	-	-	-	3	1	2.7	1	-	-	2
<i>A. ovalis</i> Kütz.	ДИК	6.6	4	4	8	14	12	8	13	8	2	39
<i>A. ovalis</i> var. li-byca Ehr.	ДИК	0.6	2	6	6	15	10	8	10	6	2	30
<i>A. ovalis</i> var. pediculus Kütz.	ДИК	37.4	4	18	8	64	12	24	15	6.4	2	41
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	ПИК	-	-	1.2	2	7.5	2	16	6	2	1	11
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch.) Heib.	ПИБ	-	-	-	-	3	2	-	-	-	-	2
<i>Galoneis alpestris</i> var. inflata Pant.	ДИБ	1.6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. bacillum</i> Cl.	ДИБ	17.6	2	2.7	5	12	6	1.3	2	-	-	15
<i>C. bacillum</i> var. lancettula (Schulz) Hust.	ДИБ	-	-	-	-	1.2	1	-	-	-	-	1
<i>C. ladogensis</i> Cl.	ДИС	-	-	0.8	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. schumanniana</i> (Grun.) Cl.	ДИБ	-	-	1.3	1	3	2	-	-	-	-	3
<i>C. schumanniana</i> var. biconstricta Grun.	ДИК	-	-	1.3	1	2	3	0.6	1	-	-	5
<i>C. silicula</i> (Ehr.) Cl.	ДИБ	-	-	1.5	1	-	-	-	-	-	-	1

Таблица 52 (продолжение)

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>C. silicula</i> var. <i>truncatula</i> Grun.	ДИБ	-	-	0,8	1	-	-	0,8	1	1,6	1	3
<i>C. silicula</i> var. <i>tumida</i> Hust.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	1	1
<i>C. zachariasii</i> Reich.	ДИБ	-	-	2,7	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>Cocconeis disculus</i> (Schum.) Cl.	ДИС	-	-	3	1	4,5	1	0,5	2	-	-	4
<i>C. disculus</i> var. <i>diminuta</i> (Pant.) Shesh.	ОИБ	13,2	2	1,5	3	13,2	3	18	4	4	2	14
<i>C. pediculus</i> Ehr.	ОГЛК	-	-	3,8	1	1,3	1	1	1	-	-	3
<i>C. placentula</i> Ehr.	ОИБ	4,4	2	9	2	42	5	2	1	-	-	10
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	ОИБ	-	-	-	-	-	-	12	1	-	-	1
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>lineata</i> (Ehr.) Cl.	ОИБ	-	-	-	-	1,2	1	-	-	-	-	1
<i>C. thumensis</i> A.Mayer	ОИС	-	-	0,8	1	4	1	1,5	1	-	-	3
<i>Cyclotella bodanica</i> Eulenst.	ПИС	-	-	4	2	6	4	5	7	6,4	2	15
<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	ПИК	5,6	3	8	6	21	10	12	15	12	2	36
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	ПГЛК	0,2	1	1,3	2	9	6	5,3	7	4,8	1	17
<i>C. quadriuncta</i> (Schröt.) Hust.	ПИБ	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	1
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	ДИБ	-	-	2,7	3	3	1	4	9	-	-	13
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W. Sm.) V.H.	ДИБ	-	-	-	-	0,2	1	4	1	-	-	2
<i>C. solea</i> (Bréb.) W. Sm.	ДИБ	1,2	1	3,3	1	6	4	3	6	2	1	13
<i>C. solea</i> var. <i>vulgaris</i> Meist.	ДИБ	0,6	1	1,7	2	3,2	4	8	6	3,2	2	15
<i>Cymbella aequalis</i> W. Sm.	ДИБ	-	-	-	-	10	3	2	1	-	-	1
<i>C. aspera</i> (Ehr.) Cl.	ОИС	0,3	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Kirch.	ОИБ	-	-	1,5	1	3	1	1	2	-	-	4
<i>C. cuspidata</i> Kütz.	ОИБ	0,6	1	1,3	2	4	4	4	3	1,6	1	11
<i>C. helvetica</i> var. <i>punctata</i> Hust.	ОИБ	-	-	-	-	2,5	1	-	-	-	-	1
<i>C. heteropleura</i> var. <i>minor</i> Cl.	ОИС	-	-	3,2	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. hybrida</i> Grun.	ОИС	0,2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>C. naviculiformis</i> Auersw.	ОИБ	-	-	-	-	-	-	1,2	1	-	-	1
<i>C. sinuata</i> Greg.	ОИБ	4,4	1	-	-	-	-	1	2	2	1	4
<i>C. ventricosa</i> Kütz. ...	ОИК	2,2	1	4	4	12	6	2	1	-	-	12
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	ПГЛБ	-	-	4	2	12	4	30	3	4	2	11
<i>D. vulgare</i> Bory.	ОИК	-	-	1,5	1	-	-	6	1	-	-	2
<i>D. vulgare</i> var. <i>ovale</i> (Fricke) Hust.	ОИК	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Diploneis domblittensis</i> (Grun.) Cl.	ДИБ	-	-	-	-	0,2	1	4	1	-	-	2

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>D. domblittensis</i> var. <i>subconstricta</i> A. Cl.	ДИБ	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>D. elliptica</i> (Kütz.) Cl.	ДИК	-	-	1,5	8	6	4	2,7	3	2	1	10
<i>D. marginestriata</i> Hust.	ДИБ	-	-	-	-	1,2	1	-	-	-	-	1
<i>D. ovalis</i> (Hilse) Cl.	ДИБ	0,6	1	-	-	-	-	1,6	3	-	-	4
<i>D. ovalis</i> var. <i>oblongella</i> (Naeg.) Cl.	ДГЛБ	-	-	1,6	1	-	-	8	2	-	-	3
<i>D. smithii</i> var. <i>pumila</i> (Grun.) Hust.	ДГЛБ	3	3	5,3	6	7,2	6	6	10	1,6	1	26
<i>Epithemia argus</i> Kütz.	ОИБ	-	-	0,8	1	-	-	1	1	-	-	2
<i>E. intermedia</i> Fricke	ОИБ	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	1	1
<i>E. sorex</i> Kütz.	ОГЛБ	2,4	1	4,5	2	-	-	2,5	1	-	-	4
<i>E. turgida</i> (Ehr.) Kütz.	ОГЛБ	-	-	-	-	1,3	1	-	-	-	-	1
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz.	ОИК	3,6	1	1,5	2	3	2	5	4	-	-	9
<i>E. zebra</i> var. <i>porcellus</i> (Kütz.) Grun.	ОИК	3,6	1	1,5	2	2,4	1	0,8	1	-	-	5
<i>Eucocconeis flexella</i> Kütz.	ОИС	-	-	-	-	-	-	0,6	1	-	-	1
<i>E. minuta</i> Cl.	ОГБС	-	-	-	-	8,5	1	-	-	-	-	1
<i>E. onegensis</i> Wisl. et Kolbe	ОИС	-	-	0,8	1	0,6	1	-	-	-	-	2

<i>Eunotia pectinalis</i> (Kütz.) Rabenh. ...	ОИК	-	-	0,8	1	1	1	-	-	-	-	2
<i>E. pectinalis</i> var. <i>impressa</i> (Ehr.) Hust.	ОИК	-	-	-	-	3	2	-	-	-	-	2
<i>E. pectinalis</i> var. <i>minor</i> (Kütz.) Rabenh.	ОИК	-	-	-	-	-	-	2	1	-	-	1
<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventralis</i> (Ehr.) Hust.	ОИК	-	-	-	-	-	-	0,5	1	-	-	1
<i>Eunotia praerupta</i> Ehr.	ОГБК	-	-	0,8	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>E. veneris</i> (Kütz.) O. Müll.	ОИС	-	-	-	-	3	1	0,7	1	-	-	2
<i>Fragilaria brevistriata</i> Grun.	ОИК	20	3	22,5	8	140	11	86	16	25	2	40
<i>F. capucina</i> Desm. ...	ПИК	-	-	12	2	21	2	24	7	4	1	12
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh.	ПИК	-	-	-	-	-	-	1,1	1	-	-	1
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	6,6	2	40	5	20	8	60	15	26	2	32
<i>F. construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	21	3	40	9	90	12	110	17	110	2	43
<i>F. construens</i> var. <i>triundulata</i> Reich.	ОИК	-	-	0,8	1	1,6	1	30	1	-	-	3
<i>F. construens</i> var. <i>venter</i> (Ehr.) Grun.	ОИК	54	3	164	9	165	13	360	17	76	2	44
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	ПГЛБ	0,2	1	5	4	63	8	16	9	12	2	24
<i>F. inflata</i> (Heid.) Hust.	ОИС	6	3	100	8	63	11	128	17	51	1	32
<i>F. leptostauron</i> (Ehr.) Hust.	ОГББ	-	-	1,5	3	-	-	1	3	2	1	5
<i>F. pinnata</i> Ehr.	ОГЛБ	-	-	68	5	24	8	258	11	18	2	26

Т а б л и ц а 52 (продолжение)

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>F. pinnata</i> var. <i>lanceolata</i> (Schum.) Hust.	ОИБ	0,2	1	8	3	6	5	54	7	14	1	17
<i>F. virescens</i> Ralfs	ОИС	-	-	0,8	1	-	-	0,7	1	-	-	2
<i>Gomphonema constrictum</i> Ehr.	ОИБ	-	-	1,5	1	-	-	1	1	-	-	2
<i>G. intricatum</i> Kütz. ...	ОИБ	0,6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh.	ДИБ	3,3	2	12	5	20	7	36	16	5	1	31
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Cl.	ДИБ	1,1	2	3	2	1,5	2	55	7	-	-	13
<i>G. küetzingii</i> (Grun.) Cl.	ДИБ	2,7	3	4	6	7,5	5	12	12	21	2	28
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	ДИК	0,9	1	-	-	-	-	1	2	-	-	3
<i>Melosira ambigua</i> (Grun.) O.Müll.	ПИК	51	3	224	9	684	11	378	17	240	2	43
<i>M. distans</i> (Ehr.) Kütz.	ПИС	0,2	1	2,4	2	2,7	2	8	5	-	-	10
<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun.	ПИС	4,4	2	16	9	120	12	60	16	20	2	41
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs	ПИК	20	3	51	9	60	13	126	17	40	2	44
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O.Müll. ...	ПИС	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	1
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz.	ПИК	2,2	3	20	9	42	12	60	17	24	2	43
<i>M. italica</i> subsp. <i>suebarctica</i> O. Müll.	ПИС	4,5	3	15	7	51	12	39	16	10	2	40
<i>M. varians</i> Ag.	ПГЛК	-	-	-	-	-	-	1	1	1,6	1	2
<i>Meridion circulare</i> Ag.	ОГБК	-	-	1,5	2	1,6	3	2,5	4	-	-	9
<i>Navicula anglica</i> Ralfs.	ДИБ	-	-	1,5	2	3	2	1,5	3	-	-	7
<i>N. bacillum</i> Ehr.	ДИБ	11	3	4,5	3	6	3	-	-	2	1	10
<i>N. cocconeiformis</i> Greg.	ДИС	2,4	3	16	2	3	3	2	3	-	-	11
<i>N. costulata</i> Grun.	ДГЛБ	0,2	1	-	-	2,5	1	-	-	-	-	2
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	ДИК	-	-	0,8	2	21	7	4	4	1,6	1	14
<i>N. dicephala</i> (Ehr.) W. Sm.	ДИК	-	-	0,1	1	-	-	1	1	-	-	2
<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Donk.	ДИК	-	-	-	-	4	4	9	5	126	2	10
<i>N. gastrum</i> var. <i>exigua</i> (Greg.) Grun.	ДИК	1,2	1	4	5	3	2	2	2	-	-	10
<i>N. hungarica</i> Grun.	ДИБ	-	-	4	4	6	3	8	7	2	2	16
<i>N. hungarica</i> var. <i>capitata</i> (Ehr.) Cl.	ДГЛБ	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	1
<i>N. hungarica</i> var. <i>luenburgensis</i> Grun.	ДГЛБ	-	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1
<i>N. jentzschii</i> Grun.	ДИБ	4	2	11	3	15	6	12	10	4	2	23
<i>N. lacustris</i> Greg.	ДИБ	1,2	1	0,8	1	9	2	1,3	2	-	-	6
<i>Navicula lacustris</i> var. <i>parallela</i> Wisl. et Kolbe	ДИБ	-	-	1,6	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. lanceolata</i> (Ag.) Kütz.	ДИК	2,2	2	1,5	2	-	-	-	-	-	-	4
<i>N. menisculus</i> (Schum.) Hust.	ДГЛБ	-	-	3	4	6	3	2,4	2	-	-	9
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Kütz.	ДИК	1,2	1	1,5	2	2,4	1	-	-	-	-	4

Таблица 52 (продолжение)

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>N. placentula</i> var. <i>rostrata</i> A.Mayer	ДИБ	-	-	1.6	2	3	2	0.6	1	-	-	5
<i>N. platystoma</i> Ehr.	ДИК	2.2	2	2.2	2	4	2	6	5	-	-	11
<i>N. protracta</i> var. <i>subcapitata</i> Woronich.	ДИК	-	-	4	1	3	1	-	-	-	-	2
<i>N. pseudoscutiformis</i> Hust.	ДИС	19	2	3.2	2	6.7	6	12	4	-	-	14
<i>N. pupula</i> var. <i>capitata</i> Hust.	ДГЛК	0.2	1	2	1	1.2	1	-	-	-	-	3
<i>N. pupula</i> var. <i>mutata</i> (Krasske) Hust. ...	ДГЛК	-	-	0.8	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. radiosa</i> Kütz.	ДИБ	11	3	19	7	33	12	24	16	17	230	40
<i>N. rotæana</i> (Rabenh.) Grun.	ДИБ	13	2	1.7	2	6	3	-	-	-	-	7
<i>N. scutelloides</i> W.Sm.	ДИБ	4.4	1	6	4	1.5	1	3.6	4	2.4	1	11
<i>N. scutiformis</i> Grun.	ДИС	-	-	4	1	3.6	4	-	-	-	-	5
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.	ДИБ	0.6	1	4	2	4.8	3	-	-	-	-	6
<i>N. tuscula</i> var. <i>minor</i> Hust.	ДИБ	-	-	0.8	1	4	1	1.5	1	-	-	3
<i>N. tuscula</i> var. <i>rostrata</i> Hust.	ДИБ	2.7	1	-	-	8	1	2.5	1	-	-	3
<i>N. viridis</i> Kütz.	ДИБ	0.6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Neidium affinis</i> var. <i>amphirinichus</i> (Ehr.) Cl.	ДИБ	-	-	0.6	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. bisulcatum</i> (Lagerst) Cl.	ДИС	-	-	1.5	1	1.2	1	-	-	-	-	2
<i>N. iridis</i> var. <i>ampliatum</i> (Ehr.) Cl.	ОГББ	-	-	-	-	1.2	1	-	-	-	-	1
<i>N. productum</i> (W.Sm.) Cl.	ДИБ	-	-	-	-	2.5	1	-	-	-	-	1
<i>Nitzschia acuta</i> Hantzsch.	ДИБ	-	-	4	1	3	2	2	3	2	1	7
<i>N. angustata</i> (W. Sm.) Grun.	ДИБ	3	1	2.7	4	2.2	2	4	4	-	-	11
<i>N. dissipata</i> (Kütz.) Grun.	ДИБ	-	-	0.1	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. fonticula</i> Grun.	ДИБ	-	-	-	-	4	1	12	1	-	-	2
<i>N. gracilis</i> Hantzsch.	ДИБ	-	-	1.5	1	-	-	12	2	2	1	4
<i>N. recta</i> Hantzsch. ...	ДИБ	0.6	2	4	6	4.5	3	18	9	4.8	1	21
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W. Sm.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	1.2	1	-	-	1
<i>N. sublinearis</i> Hust.	ДИБ	0.6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>N. tryblionella</i> Hantzsch.	ДГЛБ	-	-	-	-	-	-	6	2	-	-	2
<i>N. tryblionella</i> var. <i>victoriae</i> Grun.	ДГЛБ	-	-	1.3	2	6	3	24	4	4	2	11
<i>N. tubicola</i> Grun.	ДИБ	-	-	-	-	1.5	1	1	2	2	1	4
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Grun.	ДИБ	0.6	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Ophephora martyi</i> Heib.	ОИБ	200	3	285	9	255	13	684	16	70	2	44
<i>Pinnularia hemiptera</i> (Kütz.) Cl.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	1	3	-	-	3
<i>P. major</i> (Kütz.) Cl.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	4	1	-	-	1

Таблица 52 (продолжение)

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>P. mesolepta</i> (Ehr.) W. Sm.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	1	1	-	-	1
<i>P. microstauron</i> (Ehr.) Cl.	ДИБ	-	-	2.7	2	-	-	-	-	-	-	2
<i>P. molaris</i> (Grun.) Cl.	ДИС	-	-	1.3	1	-	-	1.2	1	1.6	1	3
<i>P. viridis</i> var. <i>fallax</i> Cl.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	1.2	1	-	-	1
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	ОГЛК	6.6	1	-	-	2	1	1	1	-	-	3
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Müll.	ОИБ	5.7	1	3.7	1	3	3	1.4	3	-	-	8
<i>Rh. gibberula</i> (Ehr.) O. Müll.	ОГЛБ	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	1
<i>Rh. gibberula</i> var. <i>vanheurckii</i> O. Müll.	ОГЛБ	1.2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
<i>Stauroneis anceps</i> var. <i>hyalina</i> Brun. et Perag.	ДИБ	-	-	1.5	1	2	1	-	-	-	-	2
<i>St. phoenicentron</i> Ehr.	ДИБ	-	-	-	-	3	3	-	-	-	-	3
<i>St. smithii</i> var. <i>incisa</i> Pant.	ДИС	0.3	1	1.3	2	0.8	1	0.6	1	-	-	5
<i>St. smithii</i> var. <i>karelica</i> Wisl. et Kolbe	ДИС	2.2	1	0.3	1	-	-	1	2	-	-	4
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	ПИК	-	-	-	-	-	-	0.5	1	-	-	1
<i>S. astraea</i> var. <i>intermedius</i> Fricke	ПИБ	0.6	2	4	5	30	6	48	12	10	2	27
<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun.	ПИК	-	-	7.5	5	9.6	8	12	13	8	2	38
<i>S. dubius</i> (Fricke) Hust.	ПИБ	2.2	2	16	8	17	8	70	13	12	3	34
<i>S. hantzschii</i> Grun.	ПИК	1.2	1	3.7	3	12	4	12	9	4	2	19
<i>Surirella angustata</i> Kütz.	ДИК	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>S. biseriata</i> Bréb.	ДИБ	-	-	1.5	4	5	4	2.5	5	2	1	14
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> (Ehr.) Kütz.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	2.5	1	1.6	1	2
<i>S. biseriata</i> f. <i>punctata</i> (Meist.) Hust.	ДИБ	-	-	-	-	3	1	1	1	-	-	2
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> f. <i>amphioxys</i> (W. Sm.) Hust.	ДИБ	-	-	1.5	1	-	-	-	-	-	-	1
<i>S. biseriata</i> var. <i>bifrons</i> f. <i>punctata</i> Meist.	ДИБ	-	-	0.8	1	6	2	1	4	-	-	8
<i>S. ovata</i> Kütz.	ДИБ	-	-	-	-	4	3	2.5	2	-	-	5
<i>S. ovata</i> var. <i>pinnata</i> (W. Sm.) Hust.	ДИБ	-	-	-	-	3	3	8	3	-	-	6
<i>S. ovata</i> var. <i>pseudopinnata</i> A. Mayer	ДИБ	-	-	-	-	-	-	0.6	1	-	-	1
<i>Surirella robusta</i> Ehr.	ДГББ	-	-	-	-	-	-	2	4	-	-	4
<i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> (Ehr.) V. H.	ДИБ	-	-	-	-	1.3	1	-	-	-	-	1
<i>S. turgida</i> W. Sm.	ДИБ	-	-	-	-	1.2	1	-	-	-	-	1
<i>S. tenera</i> Greg.	ДИБ	-	-	-	-	-	-	0.6	1	-	-	1

Т а б л и ц а 52 (продолжение)

Вид	Экология	Пески				Илы						Общее количество станций
		средние		мелкие		крупноалевритовые		мелкоалевритовые		глинистые		
		Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	
<i>Synedra parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	ОИБ	-	-	4,5	4	6	3	24	6	-	-	13
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	ОИК	2,4	1	4,5	2	21	4	18	7	-	-	15
<i>S. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust.	ОИК	-	-	-	-	-	-	-	-	1,6	1	2
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	ПГББ	2,2	2	6	7	50	10	42	15	12	2	36
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	ОГБС	-	-	-	-	1,6	3	2,5	4	-	-	7

Экологические группы диатомей
в отложениях различного гранулометрического состава

Группа диатомей	Пески			Илы			Всего в озере
	средние	мелкие	всего	крупно- зерни- стые	мелко- зерни- стые	всего	
Планктонные	13	16	18	19	22	24	24
Обрастатели	33	42	51	43	48	59	70
Донные	38	63	70	67	66	84	98
Всего	84	121	139	129	136	167	192

sira ambigua при этом является наиболее массовой диатомеей в отложениях озера, будучи доминантом, часто единственным, почти на двух третях станций. Второй характерный вид - *M. granulata* - также встречается повсеместно и достигает большой численности. Следует отметить, что для обоих этих видов характерно наличие в развитии стадий покоя, выражающихся в опускании цепочковидных колоний на дно, особенно в иловую толщу; всплывая в период весенней турбулентии, они дают начало развитию в планктоне этих видов (Hutchinson, 1967). Из представителей других родов планктонных диатомей в осадках обычны *Cyclotella comta*, *Stephanodiscus astraea* var. *minutulus* et var. *intermedius*, *S. dubius*, *Tabellaria fenestrata*, но они нигде не достигают высокой численности, отмечены единично и не определяют характера диатомовых комплексов.

В отложениях встречено 70 таксонов диатомей обрастаний, наиболее типичными, массовыми и повсеместно распространенными являются *Orephora martyi* и три диатомеи рода *Fragilaria* - *F. brevistriata*, *F. construens* var. *binodis* и *F. construens* var. *venter*, особенно многочисленны в отложениях озера *Orephora martyi* и *Fragilaria construens* var. *venter*, являющиеся доминантами на многих станциях озера. *Orephora martyi* развивается в прибрежной зоне, где распространены пески, а также - как обрастатель в зарослях макрофитов. После отмирания она разносится по всей акватории, осаждаясь в огромных количествах в иловых отложениях. Виды *Fragilaria* развиваются в основном в зарослях макрофитов и на погруженных в воду предметах, а отлагаются в зоне распространения илов. Из донных диатомей наиболее типичны для озера *Amphora ovalis* var. *pedi-*

culus, живущая на песчаных отмелях, а также *Navicula radiosa*, обитающая как на песках, так и на илистых отложениях. Всего во флоре озера 98 донных диатомей. Подавляющее большинство диатомей озера – индифференты, типичные пресноводные виды. К ним относятся все наиболее широко распространенные и массовые диатомеи в осадках озера. Галофильные и галофобные виды встречаются единично и не являются характерными для современной его флоры.

В последние годы накопилось немало данных по экологии озерных диатомей в зависимости от величины pH. Экологические особенности и требования диатомей различны в различных местах их огромных ареалов: одни и те же виды ведут себя по-разному в разных озерах. Для характеристики диатомовой флоры оз. Кубенского мы использовали донные по экологии диатомей в озерах Дании (Foged, 1954, 1958), а также Эстонии (Порк, 1970); при этом, вслед за Алхоненом (Alhonen, 1967), считали достаточным подразделение диатомей по отношению к активной реакции воды на алкалофилов, живущих при pH = 7 или выше 7 (такие диатомеи, как правило, доминируют в эвтрофных озерах нашей зоны), индифферентов, живущих при pH = 7, и ацидофилов, живущих при pH = 7, но предпочитающих водоемы с pH ниже 7. Виды этой группы распространены в олиготрофных и дистрофных озерах.

Большинство массовых характерных диатомей оз. Кубенского является алкалофилами. Таковы *Opephora*, *Fragilaria brevistriata*, *F. construens* var. *binodis*, *Melosira granulata*, *Navicula scutelloides*. Другие массовые виды являются индифферентами – *Melosira ambigua*, *Fragilaria construens* var. *venter*, *Navicula radiosa*. Такой состав массовых диатомей соответствует довольно высокой минерализации (в среднем 156–175 мг/л в период летней межени) и продуктивности оз. Кубенского.

По географической приуроченности в современных отложениях озера преобладают бореальные диатомеи умеренных широт, составляющие более половины встреченных видов и разновидностей. На втором месте стоят широко распространенные в пресных водах виды-космополиты. Североальпийская группа представлена немногими видами, из которых наиболее массовые в осадках – *Fragilaria inflata* и *Melosira italica* subsp. *subarctica*.

7.2. Диатомовые комплексы в отложениях разного гранулометрического состава

Обширная плоскодонная котловина оз. Кубенского вытянута с северо-запада на юго-восток и имеет корытообразную форму. Дно озера в центральной части сложено мелкоалевритовыми илами, сменяющимися у побережий песками, преимущественно мелкими.

Местами по западному побережью имеются скопления валунов, отложения средне- и крупнозернистых песков. В переходной зоне встречаются небольшие участки крупноалевритовых илов, а в зоне наибольших глубин, в центре озера, имеется пятно хорошо сортированных глинистых илов. Состав диатомей был изучен во всех разновидностях осадков, численность их в отложениях изменяется в довольно широких пределах.

Песчаные отложения, занимающие менее половины площади дна озера, распространены преимущественно в периферических частях котловины. Диатомовые комплексы на песках отличаются некоторым своеобразием. Численность диатомей здесь ниже, чем на центральных станциях в зоне распространения илов, при этом численность донных диатомей, обитающих на песках, изменяется от станции к станции сравнительно мало. На большинстве станций в диапазоне глубин от 2 до 4.5 м встречается от 24 до 40 тыс. створок донных диатомей в 1 г осадка, и только на 4 станциях условия их развития были лучше - их насчитывалось более 100 тыс. Наивысшая численность донных диатомей отмечена на песках на ст. 85 с глубиной 1.4 м, близ юго-западного берега, где встречено 126 тыс. створок донных диатомей, что составляет 17% их общего содержания. Наиболее многочисленны среди них *Navicula radiosa*, *Amphora ovalis* et var. *pediculus*. Высокая численность диатомей отмечена на ст. 55 стандартного разреза II в северо-западной части озера с глубиной 3.5 м. Здесь встречено 28 видов донных диатомей, в том числе *Amphora ovalis* var. *pediculus*, *Diploneis smithii* var. *pumila*, *Gyrosigma kuetzingii* и *Navicula radiosa*. Донные диатомей тесно связаны с субстратом и меньше, чем планктон или многие эпифиты, подвержены передвижению в результате волнения и течений в период их вегетации. Осенью после отмирания створки их легко вымываются из песков.

Диатомей обрастаний, также входящие в состав микробентоса, являются наиболее массовой группой в песчаных осадках. Они представлены как колониальными *Fragilaria*, образующими длинные лентовидные колонии, так и одиночными прикрепленными формами, поселяющимися на поверхности песчинок, примером которых являются мелкие виды родов *Achnanthes* и *Cocconeis*, а также характерный обитатель песчаных мелководий - *Opephora martyi*. Роль диатомей обрастаний в диатомовых комплексах на песках различна. Общая численность диатомей этой группы на песчаных станциях очень высокая - до 672 тыс., а в среднем достигает 110-115 тыс. створок, что составляет от 28 до 88% их общего содержания в осадках. Из форм, приуроченных к песчаным мелководьям, для оз. Кубенского, как уже отмечалось, особо характерна древняя *Opephora martyi* - диатомей, в прошлом широко распространенная в приледниковых озерах (Кабайлене, 1965; Вишневская и др., 1968; Мотуз и др., 1975), а ныне обильно обитающая на

песчаных отмелях Онежского озера (Давыдова, 1975) и во многих небольших озерах.

На половине песчаных станций она является доминантом с количеством створок вдвое выше всех прочих диатомей, на четырех станциях входит в число субдоминантов. Это самая многочисленная диатомея микрофитобентоса.

Большая группа эпифитных диатомей обрастаний обитает в зарослях макрофитов, занимающих до 30% общей площади озера. Среди них в первую очередь надо отметить диатомеи рода *Flagilaria*, лентовидные колонии которых под влиянием динамики водных масс отрываются от субстрата, разносятся по акватории озера и оседают на дно. Диатомеи обрастаний являются ведущими по численности в песчаных осадках прибрежий, при этом одна группа обрастателей обитает преимущественно на поверхности песков, другая попадает туда из зарослей макрофитов.

Диатомеи планктона, населяющие водную толщу озера, попадают на поверхность песков в результате осаждения. Численность их здесь довольно высокая – от 9 до 341 тыс., что составляет от 3 до 53% общего содержания створок в осадках. Наиболее массовыми из планктонных видов являются ведущие диатомеи планктона озера – *Melosira ambigua* и *M. granulata* (гл. 5, наст. изд.). Первая является доминантом на 5 песчаных станциях и субдоминантом на 3, вторая входит в состав субдоминантов на 8 станциях. Все прочие планктонные диатомеи встречены на песчаных мелководьях в незначительных количествах. Планктонные диатомеи были ведущей по численности группой только на 3 станциях в зоне распространения песков. На станциях 47 и 55 в северо-западной части озера в мелкопесчаных осадках они составили 53 и 43% от общего количества створок и на ст. 35 в центральной части озера планктонных диатомей уступает водорослям обрастаний, но больше донных.

Всего в диатомовых комплексах песчаных мелководий встречено 139 видов и разновидностей диатомей (табл. 52), т.е. более двух третей видов, найденных в донных отложениях оз. Кубенского. При этом следует иметь в виду, что отбор образцов донных отложений производился в разгар летней вегетации – в июне месяце. Дно оз. Кубенского является по существу эуфотической зоной, где активно протекают процессы фотосинтеза. На песчаной поверхности в это время обитают диатомеи микрофитобентоса. Осенью после их отмирания пустые створки, а также створки истинно- и случайно-планктонных диатомей, осевших в летние месяцы из водной толщи, вымываются и выносятся из песчаных отложений, захороняясь в иловой зоне. Интенсивность такого вымывания находится в прямой зависимости от интенсивности гидродинамических процессов в той или иной части озерной котловины. Поэтому содержание створок диатомей на поверхности песчаных отложений в летнее время выше, чем в толще песчаных осадков.

Илистые отложения, выстилающие дно в центральной части озерной котловины, были обследованы на 32 станциях по акватории озера (рис. 28). Численность диатомей в илах различной крупности в целом выше, чем в песчаных отложениях периферии озера. При общей мелководности оз. Кубенского образование илов происходит в той части озерной котловины, где слабо выражены гидродинамические процессы, а именно в ее выравненной центральной части. Диатомовые комплексы в иловых отложениях формируются как за счет микрофитобентоса, развивающегося *in situ*, так и за счет бентосных диатомей, разносимых волнением и течениями, а также в результате осаднения из водной толщи планктонных диатомей. Количество донных диатомей на станциях в центре озера в илах не превышает 240 тыс. створок, а в среднем достигает 61-63 тыс., что составляет обычно 10-11% от общего числа диатомей в осадках. Только на 9 станциях численность донных диатомей превышала 100 тыс. створок. Донная *Amphora ovalis* var. *pediculus* на 2 станциях входит в число субдоминантов; значения субдоминанта достигает также *Gyrosigma kuetzingii*. Кроме этих двух донных диатомей, которые встречаются в илах почти повсеместно, широко распространены также *Amphora ovalis* et var. *lybca*, *Gyrosigma acuminatum*, *Navicula radiosa*. Прочие донные диатомей встречаются спорадически, а общее их видовое разнообразие в илах велико - 84 вида и разновидностей.

Диатомей обрастаний - ведущая группа в илистых осадках озера. Их численность доходит до 696 тыс. створок, составляя в среднем 308-316 тыс. Роль диатомей обрастаний в образовании диатомовых комплексов такова, что на 12 станциях из 32 они составляют более 50% от общего содержания створок в осадках, а в среднем - 46-47%, и входят в число доминантов и субдоминантов на всех иловых станциях; 6 диатомей группы обрастаний образуют доминирующие комплексы в илах, 5 из них - представители рода *Fragilaria*, а также *Opephora martyi*, наиболее распространенная и обильная из диатомей этой группы. Она входит в число массовых форм на 25 станциях, причем на 12 из них является доминантом, достигая наибольшей численности - 206 тыс. створок. *Fragilaria construens* var. *venter* встречается в массе на 20 станциях, на 4 из них являясь доминантом; *Fragilaria construens* var. *binodis*, массовая на 18 станциях, доминирует на одной; *Fragilaria inflata* достигает значения субдоминанта на 12 станциях; *Fragilaria brevistriata* - субдоминанта на одной станции. Всего в иловых отложениях найдено 59 видов и разновидностей диатомей обрастаний. Кроме упомянутых выше массовых видов прочие диатомей обрастаний встречаются спорадически и не достигают высокой численности.

Численность планктонных диатомей в осадках в зоне распространения илов выше, чем в зоне песков. Количество их створок в среднем составляет 220-240 тыс., а на 4 станциях оно превы-

шает 500 тыс., максимально достигая 862 тыс. На 9 станциях планктонные виды составляют свыше 50% от общего числа створок, а в среднем достигают 40–45%. Таким образом, в центральной зоне озера, где на дне залегают иловые отложения, осаждаются существенно большее количество планктонных диатомей, чем в песчаных отложениях. Особенно важную роль в илах играет наиболее массовая диатомея планктона оз. Кубенского – *Melosira ambigua*, повсеместно входящая в состав диатомовых комплексов и на 24 станциях являющаяся доминантом, причем часто единственным. Численность *Melosira ambigua* обычно вдвое превышает численность других массовых диатомей. Вторая массовая планктонная диатомея – *Melosira granulata* – далеко уступает *M. ambigua* по численности и по роли в диатомовых комплексах. Она входит в состав субдоминантов на 22 станциях. Средняя численность *Melosira granulata* – 60 тыс. створок в 1 г осадка. Из других планктонных диатомей значения субдоминанта достигают на отдельных станциях *Melosira italica* и *M. italica subsp. subarctica*.

Широко распространены в осадках, но не имеют высокой численности *Melosira distans* var. *alpigena*, *Cyclotella comta*, *Tabellaria fenestrata*. Часто встречаются диатомеи рода *Stephanodiscus* – *S. astraea* var. *intermedius* и *S. dubius*. В илах были встречены все 24 планктонные диатомеи, отмеченные в осадках оз. Кубенского.

Сравнение диатомовых комплексов песчаных и иловых отложений озера показало, что, как правило, в песках численность диатомей ниже, чем в илах (табл. 54). Устойчивые диатомовые комплексы формируются только в заиленных песках близ западного берега, который в период открытой воды является подветренным.

Ведущими по численности на большинстве станций являются диатомеи обрастаний, к которым принадлежит в среднем от 49 до 55% створок, а часто значительно больше. Донные диатомеи количественно преобладают только на двух станциях на песках, а в среднем составляют 16–17% общего количества створок. Диатомеи планктона были преобладающими на 16 станциях; в среднем в осадках озера они составляли 20–30%. Таким образом, продуктивность бентосных сообществ диатомей, особенно эпифитов, в настоящее время существенно выше, чем планктонных.

7.3. Особенности формирования диатомовых комплексов в донных отложениях

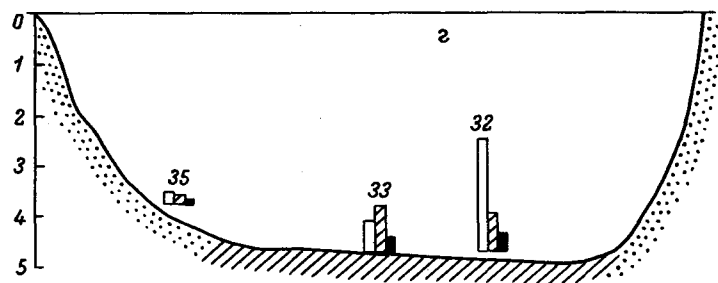
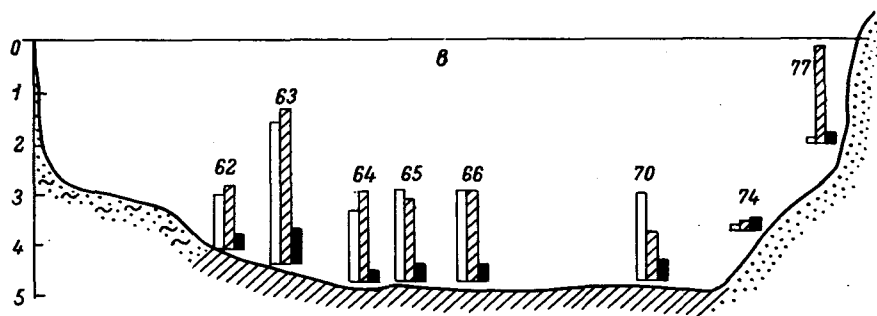
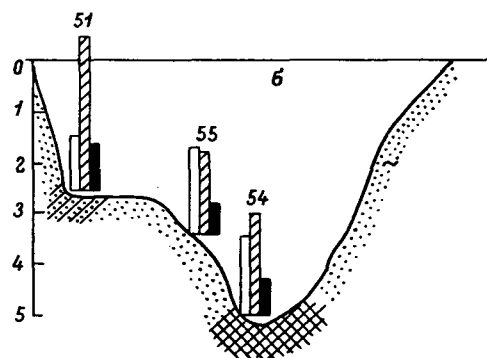
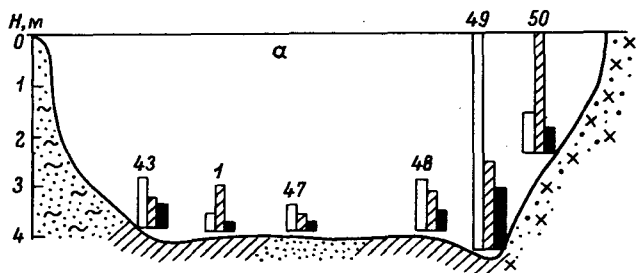
Для выяснения особенностей процессов седиментации диатомей в условиях озера диатомовые комплексы были исследованы на нескольких поперечных разрезах, а также на ряде отдельных станций (рис. 28, 29).

Т а б л и ц а 54

Содержание створок диатомей различных экологических групп в донных отложениях оз. Кубенского

Тип осадка	Площадь дна озера, %	Общее число станций	Число станций с господством диатомей			Содержание диатомей, тыс. створок	
			планктонные	обрастания	донные	пределы	среднее
Пески							
средние	43	3	-	1	2	61-396	69
мелкие		9	3	6	-	100-1060	240
Илы							
крупноалевритовые	11	13	3	10	-	36-1440	720
мелкоалевритовые	46	17	10	7	-	200-1300	630
глинистые		2	-	2	-	840-915	-
Всего	100	44	16	26	2	36-1440	550

В северо-западной части озера, близ устья р. Порозовицы, диатомовые комплексы были исследованы в отложениях двух станций - 118 и 115 (рис. 29). Первая расположена на глубине 3.8 м в непосредственной близости от устья, вторая - на глубине 4.3 м. Отложения представлены плохо отсортированными мелкоалевритовыми илами. Численность диатомей в них небольшая - соответственно 200 и 211 тыс. створок при среднем для отложений озера 500-550 тыс. Строение диатомовых комплексов различно. На ст. 118, расположенной в зарослях горца, а поблизости находятся тростниковые группировки, в отложениях преобладают обитатели обрастаний: доминирует *Opephora martyi*, а *Fragilaria brevistriata* и *F. construens var. venter* достигают численности субдоминантов. Планктонные диатомей составляют 18% створок, из них на первом месте по численности стоит *Melosira granulata*, несколько меньше *M. ambigua*, что связано, вероятно, с поступлением *M. granulata* с речными водами. Состав диатомей на ст. 115 иной. Здесь доминирует планктонная диатомея *Melosira ambigua*, а субдоминанты - *M. granulata* и *Opephora martyi*. Бедность осадков диатомеями связана с низким общим темпом седиментации. Слой илов с примесью песка имеет в этой части озера мощность всего в несколько сантиметров и подстилается ледниковыми глинами. На удаленной от зарослей станции осаждаются преимущественно планктонные диатомей, а в зарослях - эпифитные прикрепленные колониальные.



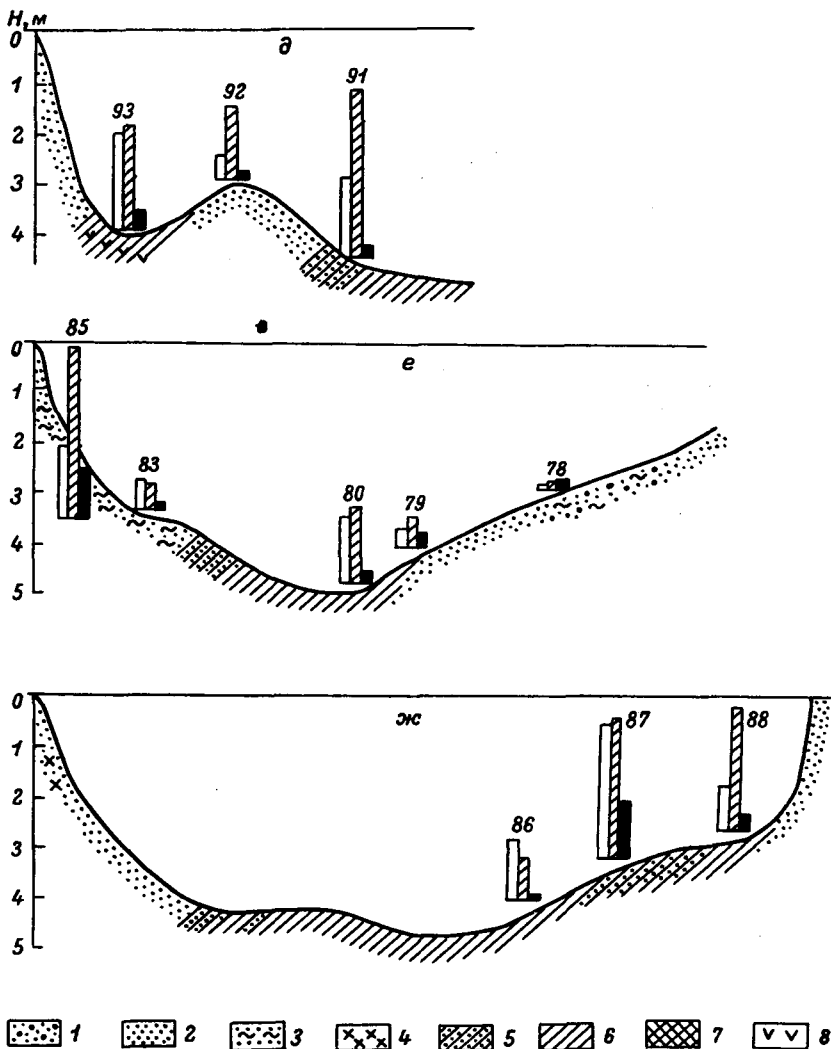


Рис. 29. Расположение станций на поперечных разрезах озера с указанием численности диатомей по экологическим группам на донных отложениях различного характера.

1 - среднезернистые пески; 2 - мелкозернистые пески; 3 - заиленные пески; 4 - гравий и камни; 5 - крупноалевритовые илы; 6 - мелкоалевритовые илы; 7 - глинистые илы; 8 - растительные остатки. а-г - стандартные разрезы I-IV; д - разрез от устья р. Ельмы; е - разрез против устья р. Кубены; ж - разрез у юго-восточного берега.

Диатомей были исследованы в отложениях на 6 станциях стандартного разреза I (рис. 28, 29). Ст. 43 расположена у подошвы подводного склона, в километре от берега, на глубине 4 м, в зоне распространения мелкоалевритовых илов, очень плохо отсортированных; та же глубина и характер отложений были на следующей ст. 1. Далее, на ст. 47, почти на середине разреза, илы сменяются хорошо отсортированными мелкими песками. Следующая ст. 48 снова находится в иловой зоне, а далее в понижении с глубиной 4.5 м, у подошвы подводного склона восточного берега, находится ст. 49, где осадки представлены крупноалевритовыми илами. Последняя ст. 50 расположена на откосительно крутом подводном склоне, сложенном также крупноалевритовыми илами, на глубине 2.5 м. Различия в гранулометрическом составе осадков обусловлены совокупностью гидродинамических процессов. Восточный берег озера на этом участке является абразионным и довольно сильно размывается. Понижение у его подошвы — зона аккумуляции, куда тонкие частицы, а также панцири диатомей, сползают по склону котловины. Песчаный участок в центре разреза маркирует зону активного движения воды, о чем свидетельствует тот факт, что на глубине 4 м пески хорошо промыты и отсортированы. Вдоль западного берега проходит медленный перенос воды, здесь пески заиленные. Исследование течений озера, произведенное А.Н. Охлопковой, показало, что при господствующих в период открытой воды северо-западных ветрах вся водная масса озера движется по его продольной оси в юго-восточном направлении, к истоку р. Сухоны, а при южных и юго-восточных ветрах возникающее ветровое течение на северо-запад захватывает лишь поверхностные горизонты воды, тогда как в придонных горизонтах компенсационное течение опять-таки направляется к юго-восточному району озера. Влияние притоков озера сказывается лишь в непосредственной близости от их устьевых участков. Все это имеет важное значение в процессе транспортировки и седиментации диатомей как планктона, так и бентоса.

Количество диатомей в осадках на станциях с глубиной 4 м пониженное и особенно низкое — на песках ст. 47. Здесь осаждаются много диатомей планктона, составляющих до 53% створок, а также выносимые из зарослей *Fragilaria*. Доминирует *Melosira ambigua*, субдоминанты — планктонные *M. granulata*, *M. italica* subsp. *subarctica* и обрастатели *Fragilaria construens* var. *venter* и var. *binodis*. Из донных диатомей наиболее многочисленна живущая на хорошо промываемых песчаных отмелях *Amphora ovalis* var. *pediculus* и другие разновидности этого вида. Там же обитают *Achnanthes lanceolata* var. *elliptica*, *Navicula jentzschii*, *N. radiosa*. После отмирания они будут вынесены в другие области озера. Перемывание осадков, особенно после окончания вегетационного периода, приводит к обеднению общего содержания в них диатомей. На других станциях на глубине 4 м содержание диатомей несколько выше. Как известно, водная масса оз. Кубенского в период открытой воды нахо-

дится обычно в состоянии гомотермии и очень легко перемешивается, что способствует выносу диатомей обрастаний из зарослей макрофитов. Большое их количество было отмечено на ст. 1, где *Fragilaria construens* var. *venter* и *Opephora martyi* являются доминантами. Повышенное содержание бентосных диатомей на ст. 43 у подошвы склона связано, вероятно, не только с их развитием *in situ*, но и со стеканием тонких частиц по склону. Наряду с массовыми планктонными *Melosira* и эпифитной *Opephora* одним из субдоминантов здесь является донная *Gyrosigma kuetzingii*.

Наибольший интерес представляет ст. 49 во впадине у восточного берега. Содержание створок здесь наивысшее для всего слоя современных осадков озера - 1440 тыс., что почти в 3 раза превышает среднее их количество. Здесь скапливается много *Melosira ambigua* (415 тыс.), *M. granulata* (89 тыс.) и *M. italica* subsp. *subarctica* (82 тыс.), в большом количестве найдены обрастатели *Fragilaria inflata* (101 тыс.), *F. construens* var. *binodis* (86 тыс.). Встречено 26 видов и разновидностей донных диатомей, особенно много *Gyrosigma acuminatum* и *Navicula radiosa*. Очевидно, обогащение осадков диатомеями обусловлено всей совокупностью местных локальных особенностей: с одной стороны, это более спокойные условия осаднения и седиментации их из водной толщи, а с другой - процессы стекания створок по склону. По-видимому, это наиболее благоприятное сочетание условий для накопления в отложениях створок диатомей как планктонных, так и бентосных сообществ. Содержание диатомей в отложениях прибрежной ст. 50, расположенной на глубине 2.5 м, также в 1.5 раза выше среднего по озеру - 750 тыс. створок в 1 г осадка. Станция находится близ тростниковых зарослей в разреженной группировке рдеста блестящего, занимающей весь северный плёс озера. Ведущими по численности являются эпифитные формы: доминанты - *Opephora martyi* (140 тыс.), *Fragilaria construens* var. *venter* (104 тыс.), субдоминанты - *F. construens* var. *binodis*, а также *Melosira ambigua*. Диатомей обрастаний составляют 65% створок в осадках.

Северо-западный плёс у мыса Шелина соединяется с основным плёсом озера. Здесь расположена ст. 51 с глубиной 3.1 м в зоне распространения крупноалевритовых илов. Содержание створок близко к среднему по озеру - 450 тыс. Преобладают диатомей обрастаний, а доминирующий комплекс сходен по составу с таковым на ст. 50.

На стандартном разрезе II, против мыса Шелин (рис. 28, 29), были взяты станции 54, 55 и 57. Станция 54, самая глубокая из обследованных нами, расположена в подводном понижении с грунтом из тонких глинистых илов. Эти тонкоструктурные осадки не характерны для мелководного оз. Кубенского и встречаются небольшими пятнами на дне в удаленных от берега районах. Содержание диатомей на ст. 54 довольно высокое - 840 тыс. створок. В диа-

томовом комплексе преобладают диатомей обрастаний, составляющие 45% створок, но доминирует планктонная *Melosira ambigua* - 142 тыс. створок. Субдоминанты *Melosira granulata* и виды обрастаний *Fragilaria construens* var. *venter*, *F. inflata* и *Opephora martyi*. Станция расположена у подножия подводного склона и бентосные диатомей осаждаются сюда, приносимые течением из северо-западного плёса озера, а также из зарослей макрофитов у западного берега.

Ближе к берегу на глубине 3.5 м находится на сравнительно хорошо отсортированных мелких песках ст. 55, что свидетельствует о постоянных проточных условиях в этой области озерной котловины и в то же время показывает, что перенос воды здесь очень медленный и в пески попадает много более мелких частиц. Диатомей содержатся в отложениях в значительных количествах - 800 тыс. створок на 1 г. Ведущими по численности являются планктонные диатомей и обрастатели, доля участия которых почти одинакова - 43 и 41% соответственно. Доминанты - *Melosira ambigua* (152 тыс.) и характерная для песков *Opephora martyi* (134 тыс.). Субдоминанты - *Melosira granulata* и *Fragilaria construens* с варьетами.

Ближайшая к берегу ст. 57 находится на глубине 2.6 м у основания подводного склона на крупноалевритовых илах. Содержание диатомей здесь высокое - 1 млн створок, причем ведущими по численности являются обрастатели (61% створок). Большую численность в осадках имеют 3 доминирующих вида: *Opephora martyi* - 192 тыс., *Fragilaria brevistriata* - 140 тыс. и *Melosira ambigua* - 120 тыс. Субдоминанты - *Amphora ovalis* var. *pediculus*, *Fragilaria construens* var. *venter* и *Melosira italica*. Станция расположена в пределах зарослей макрофитов, что способствует накоплению здесь бентосных диатомей. Для всей этой группы станций характерно довольно значительное содержание донных диатомей - от 126 до 168 тыс., или 16-17%.

В северо-восточном заливе озера, куда впадает р. Уфюга, взяты две станции - 107 и 111 с глубины 3.2 и 4.2 м на крупноалевритовых илах. Численность диатомей в них одинаковая - 550 тыс. створок, но на прибрежной ст. 111 доминирует *Opephora martyi* (115 тыс. створок), субдоминанты - *Melosira ambigua*, *Amphora ovalis* var. *pediculus*, причем диатомей обрастаний составляют 58% створок. На ст. 107 в осадках преобладают диатомей планктона (52% створок), доминирует *Melosira ambigua*, а в число субдоминантов входит *M. granulata* наряду с указанными выше *Opephora* и *Fragilaria*.

В центральной части озера на стандартном разрезе III было взято 8 станций (рис. 28, 29). Положение станций на разрезе таково, что они характеризуют отложения в зоне образования мелкоалевритовых илов, а также средне- и мелкопесчаные отложения на подводном склоне восточного берега. Кривая численности диато-

мей этого разреза показывает, что в мелкоалевритовых илах на глубине 4 м и более общее содержание створок диатомей высокое и колеблется в пределах 500–1300 тыс., при этом экстремные для илов значения отмечены в периферической части иловой зоны у западного берега, а в центре озера накопление створок примерно равномерное – 630–800 тыс. в 1 г. К этой группе станций примыкает и комплекс ст. 58, взятой на глубине 4.8 м, где осадки характеризуются более тонким гранулометрическим составом и относятся к категории глинистых илов; численность диатомей составляет 915 тыс. створок в 1 г осадка. Ведущими в диатомовых комплексах в зоне илов являются планктонные диатомеи и диатомеи обрастаний, причем количество последних возрастает по направлению к западному берегу. Повсеместно на этом разрезе на иловых станциях доминирует *Melosira ambigua*, численность которой достигает 378 тыс. Субдоминанты – *M. granulata*, *Fragilaria construens* с разновидностями, *F. inflata*, несколько меньше здесь *Orephora martyi*, но и она нередко достигает численности субдоминантов.

Оригинальный диатомовый комплекс был встречен в хорошо отсортированных среднезернистых песках ст. 74 на подводном склоне восточного берега. Диатомеи здесь малочисленны – всего 61 тыс. створок. Наиболее массовая из них – донная *Navicula scutelloides*, диатомея, поселяющаяся на крупных песчинках в местах образования хорошо промытых песчаных отложений, подвергающихся воздействию водной динамики. В таких же условиях обитают и ее субдоминанты – *Navicula jentzschii*, *Amphora ovalis* var. *pediculus* и обрастатели *Achnanthes lanceolata* var. *elliptica*, *Cocconeis disculus* var. *diminuta*, *Orephora*. Здесь же в заметных количествах встречены створки планктонных *Melosira ambigua* и *M. granulata*. Характер диатомового комплекса и общее низкое содержание створок диатомей показывает, что, хотя в летнее время на хорошо промытых песках развиваются богатые и разнообразные по составу сообщества диатомей, накопление их в отложениях не происходит, так как водная динамика в осеннее время способствует вымыванию отмерших створок; лишённые слизи, они не могут удержаться на песчинках и вымываются вместе с другими частицами и створками планктонных диатомей, оседающими из водной толщи. Происходит обеднение песков диатомеями.

На ст. 77 с глубиной 2.4 м, расположенной на мелкозернистых хорошо отмытых песках, в непосредственной близости от восточного берега озера, в зарослях макрофитов, преобладают диатомеи обрастаний, составляющие 88% от общего содержания створок в осадках, которое здесь близко к среднему по озеру – 438 тыс. Доминирует *Orephora*, субдоминанты – виды *Fragilaria*. Основное количество створок попадает здесь в отложения из близлежащих зарослей рдеста пронзеннолистного и других водных рас-

тений, а *Opephora martyi*, имеющая численность 178 тыс. створок, развивается и непосредственно на песках.

Центральную часть озера характеризуют также станции 91, 92, 93 на полуразрезе от устья р. Бол. Ельмы и расположенная несколько в стороне от них ст. 8. Состав осадков на этих станциях различен, содержание диатомей – также. На прибрежной ст. 93, расположенной близ зарослей тростника и ежеголовника, донные отложения представлены мелкоалевритовыми илами с растительными остатками. Численность диатомей в них высокая – 864 тыс. створок, причем доля участия диатомей планктона и обрастаний почти одинаковая – соответственно 44 и 48%. Доминанты – *Melosira ambigua* (178 тыс.), *Opephora* (149 тыс.). Субдоминанты виды *Fragilaria*. На ст. 92, расположенной на отмели с глубиной 3 м, где иловые отложения сменяются мелкими песками, осадки обеднены диатомеями – встречено 402 тыс. створок, так как содержание диатомей падает более чем в 2 раза по сравнению с соседними станциями. Здесь господствуют диатомеи обрастаний, составляя 72% створок. Доминирует *Opephora martyi* (130 тыс.), субдоминанты – разновидности *Fragilaria construens* и планктонные *Melosira*, осаждающиеся из водной толщи. Содержание створок резко возрастает в крупноалевритовых илах ст. 91 с глубиной 4.5 м, где, как и на всем полуразрезе у западного берега, господствуют диатомеи обрастаний, составляющие 63% створок, причем общая численность створок превышает 1 млн. Доминирует планктонная *Melosira ambigua* (224 тыс.), субдоминанты с численностью более 100 тыс. – *Fragilaria construens* var. *venter* et var. *binodis*, *F. inflata* и *Opephora*.

Ст. 8, расположенная примерно в середине озера, характеризуется высоким содержанием диатомей в осадках – 900 тыс. створок с превалированием диатомей планктона и обрастаний, составляющих 49 и 46% от их общего количества. Доминирует *Melosira ambigua*, субдоминанты – *M. granulata*, *Fragilaria brevistriata* и *F. inflata*.

Следующая группа станций характеризует отложения вблизи впадения в озеро его основного притока – р. Кубены, Станции 32 и 33 расположены на одинаковой глубине 4.8 м в пределах зоны мелкоалевритовых илов. На ближайшей к дельте р. Кубены ст. 32 содержание створок в осадках почти вдвое выше, чем на ст. 33, находящейся на середине разреза, – соответственно 650 и 335 тыс. створок. При этом содержание бентосных диатомей, донных и обрастателей на них почти одинаковое. Разница в количестве створок связана с разным содержанием планктонных диатомей, которых близ дельты р. Кубены осаждается в 3 раза больше, чем в центре озера. Ст. 35 находится на подводном склоне западного берега на глубине 3.8 м. Донные отложения представлены здесь мелкими хорошо отсортированными песками. Содержание диатомей в них – 100 тыс. створок в 1 г – является весьма низким. Это свидетельствует о вымывании тонких частиц, а следовательно, и створок

диатомей из песчаных осадков. Состав массовых форм на всех трех станциях сходен. Доминирует повсюду планктонная *Melosira ambigua*, численность которой в песках - 20 тыс., а в илах - до 283 тыс. створок. Субдоминанты - *Melosira granulata* и виды обрастаний *Fragilaria construens* var. *binodis*, *F. inflata* на станции в центре озера и *Opephora martyi* - на прибрежных станциях.

Профиль от устья главного русла р. Кубены проходит по конусу выноса речных наносов, представляющему собой относительно пологий склон, сложенный песками различной крупности и сортировки. Ст. 78 взята в верхней части этого склона непосредственно у побережья, имеет глубину 2.9 м. Донные отложения представлены здесь среднезернистыми песками, диатомей в них единичны (69 тыс. створок). Состав диатомового комплекса весьма своеобразен. В нем преобладают донные диатомей. Наиболее многочисленны обрастатели: *Rhopalodia gibba*, *Epithemia zebra* и *E. sorex*, в целом не характерные для отложений озера, а также *Melosira granulata* и донная *Navicula radiosa*. Перечисленные виды обрастателей и *Melosira*, вероятно, выносятся в озеро с водами р. Кубены.

Ниже по профилю на глубине 4.2 м в зоне развития мелких песков лежит ст. 79. Содержание створок здесь тоже довольно низкое - 240 тыс., но диатомовый комплекс приобретает черты, свойственные озерным осадкам. Ведущей по численности группой являются диатомей обрастаний, но доминирует планктонная *Melosira ambigua* - 46.5 тыс. створок. Субдоминанты - *Melosira granulata*, массовые виды обрастаний - *Opephora*, *Fragilaria brevistriata*, *F. construens* var. *binodis*.

Ст. 80 на глубине 4.8 м в зоне мелкоалевритовых илов характеризует осадконакопление в центральной части котловины на этом разрезе. Здесь в осадках встречено 600 тыс. створок диатомей, т.е. несколько выше среднего, но меньше, чем в илах в районе разреза III. Преобладают диатомей обрастаний, составляющие 51% створок, но, как и в других удаленных от берега участках, доминирует *Melosira ambigua* (180 тыс.), а субдоминанты - *Opephora* и разновидности *Fragilaria construens*.

Станции 83 и 85 находятся на подводном склоне западного берега, сложенном в районе ст. 83 на глубине 3.7 м крупноалевритовыми илами, а выше - на глубине 1.4 м - мелкими заиленными песками; при этом прибрежная станция находится в зарослях горца. Диатомовый комплекс ст. 83 обеднен. Содержание диатомей низкое - 253 тыс. створок; преобладают планктонные виды, составляющие до 48% створок, доминирует *Melosira ambigua*, субдоминанты - *M. granulata*, *Opephora*, *Fragilaria inflata* и *F. construens* var. *binodis*. Ст. 85 характеризуется самой высокой численностью диатомей в зоне распространения песчаных осадков для всего оз. Кубенского. Общая численность створок достигает здесь 1130 тыс. и создается за счет накопле-

ния диатомей обрастаний, составляющих 61% створок. Это рекордная по численности обрастателей станция: здесь их насчитывается 696 тыс. Доминирует в осадках *Ophephora martyi* (408 тыс.), субдоминант - *Fragilaria construens* var. *venter*. Несколько в меньших количествах встречены планктонные *Melosira*. Вероятно, на ст. 85 условия седиментации диатомей обрастаний оказались исключительно благоприятными.

Следующая группа станций на полуразрезе от восточного берега к центру озера характеризует условия осадконакопления диатомей на участке между устьем р. Кубены и истоком р. Сухоны. Обследованные станции находятся на довольно пологом подводном склоне (рис. 29). Осадки приближенной к берегу ст. 88 на глубине 2.9 м представлены крупноалевритовыми илами, с высоким содержанием створок диатомей - до 720 тыс. Станция находится в пределах полосы прибрежных зарослей макрофитов, главным образом горца и рдеста пронзеннолистного; ведущими по численности являются обрастатели, составляющие 68% створок. Доминирует *Ophephora* (206 тыс.), субдоминанты - *Melosira ambigua*, *Fragilaria inflata* и разновидности *F. construens*. Находящаяся ниже по склону на глубине 3.2 м ст. 87, также в зоне крупноалевритовых илов, отличается чрезвычайным богатством створками диатомей - 1350 тыс., уступая по их содержанию только ст. 49 в северном плесе озера. Здесь, как и на предыдущей станции, в массе встречаются диатомей обрастаний - 43% створок, но велико содержание створок планктонных диатомей, составляющих 41%. Массовыми является большая группа видов, из них *Melosira ambigua* и *Fragilaria construens* var. *venter* с численностью 165 тыс. каждый; несколько уступает им *Ophephora* - 135 тыс.; субдоминанты - *Melosira granulata*, 2 вида - *Fragilaria* и *Tabellaria fenestrata*. Это единственная станция, где *Tabellaria* отмечена в значительных количествах. Вообще же она не характерна для оз. Кубенского.

Мелкоалевритовые илы на ст. 86 с глубиной 4.2 м относительно бедны диатомеями: их насчитывается 435 тыс. створок. Здесь резко сокращается количество обрастателей и преобладают планктонные виды, достигающие 55% створок. Доминант - *Melosira ambigua* (130 тыс.), субдоминанты - *M. granulata*, *Ophephora*, *Fragilaria inflata*.

Для характеристики отложений южной оконечности озера было взято 6 станций, 3 из которых находятся вблизи истока р. Сухоны и характеризуются очень низким содержанием диатомей - менее 200 тыс. створок. Особенно бедной доминантами оказалась ст. 19 с глубиной 3.4 м (рис. 28), где осадки представлены мелкоалевритовыми илами. Содержание створок здесь наименьшее для озера - 36 тыс. в 1 г. практически встречаются лишь отдельные диатомей. Интересный диатомовый комплекс встречен на ст. 22 с глубиной 3.3 м. Здесь на мелких песках, при общем содержании 190 тыс. створок и господстве обрастателей, составляющих до 60% створок,

велика доля участия донных видов - до 30% створок. Доминирует *Opephora* - 32 тыс., в числе субдоминантов - донные *Navicula cocconeiformis*, *N. jentzschii*, *Amphora ovalis* var. *pediculus* и обрастатели *Achnanthes clevei*, *Fragilaria brevistriata* и *F. construens* var. *venter*. Все указанные виды, за исключением *Fragilaria*, - типичные обрастатели песчаных отмелей. Почти полное отсутствие планктонных диатомей показывает, что осадения их из планктона здесь не происходит и что после отмирания и разрушения протопласта бентосные диатомей также будут вымыты и унесены из этого пункта озера. На ст. 21 с глубиной 2.1 м, расположенной в зарослях горца, в мелкопесчаных осадках содержится 184 тыс. створок, доминирует *Opephora*, субдоминанты - *Fragilaria brevistriata* и планктонная *Melosira*.

Осадки остальных трех станций богаты диатомеями. Ст. 25 занимает центральное положение, имеет глубину 3.3 м. Осадки представлены средними песками, численность диатомей в них - 396 тыс. створок, т.е. довольно высокая для отложений грубого грункуллометрического состава. Преобладают обрастатели, достигающие 84% общей численности створок, доминирует *Opephora* (200 тыс.), субдоминанты - виды *Fragilaria* и *Melosira granulata*. Несколько выше содержание диатомей в крупноалевритовых илах ст. 24 с глубиной 2.2 м, где их насчитывается 540 тыс. створок. Характер диатомового комплекса сходен со ст. 25, где преобладают обрастатели.

Наивысшая численность диатомей - 1 млн створок - была зафиксирована в южной части озера на ст. 26, в зарослях различных макрофитов близ западного берега. Здесь на глубине 2.3 м отмечаются мелкоалевритовые илы. На первое место по численности выходят планктонные диатомей, составляющие 65% створок; при этом *Melosira ambigua* является доминантом, а *M. granulata* - субдоминантом вместе с *Opephora*. Условия седиментации на этой станции благоприятны для диатомей как планктона, так и бентоса.

Изучение строения диатомовых комплексов в отложениях оз. Кубенского показало, что в его донных отложениях, как песчаных, так и илистых, численно преобладают бентосные диатомей, преимущественно обитатели обрастаний, что находится в соответствии с его малой глубиной. Такой вывод был сделан на основе подсчета содержания в осадках створок диатомей различных экологических групп.

Основным районом седиментации диатомей является выравненная центральная часть котловины озера, где отлагаются крупно-, мелкоалевритовые и глинистые илы. Панцири пресноводных диатомей по размерам входят в состав пелитовой фракции отложений и скапливаются в иловой толще.

Периферическая песчаная зона и произрастающие в озере заросли макрофитов являются основным субстратом для развития диатомей бентоса, создающих большую часть продукции диатомей этого водоема. Песчаные мелководья являются местообитанием специфических сообществ мелких диатомей, как донных, так и эпифитов, которые прикрепляются слизью к песчинкам или передвигаются по их поверхности. Таковы *Opephora martyi*, мелкие *Navicula* — *N. cocconeiformis*, *N. jentzschii*, *N. scutelloides*, *N. radiosa*, *Achnanthes* — *A. clevei*, *A. lanceolata* var. *elliptica*, *Cocconeis disculus* var. *diminuta*, *Amphora ovalis* var. *pediculus*. Вероятно, эти виды используют хорошие условия освещенности, аэрации и постоянный водообмен, присущие песчаным мелководьям. В то же время наличие слизи позволяет им удерживаться на поверхности песчинок. Сюда же из водной толщи оседают цепочки истинно-планктонных *Melosira*, а также случайно-планктонные виды, смытые водой из зарослей макрофитов или поднятые в результате турбуленции со дна озера. Тем не менее образование устойчивых диатомовых комплексов здесь происходит в ограниченных пределах. Песчаные отмели восточного и юго-восточного наветренных побережий озера обеднены диатомеями вследствие водноприбойной и нагонной активности водной массы озера, препятствующей седиментации диатомей. На отмелях северного и западного берегов, где пески заиленные и волнение не столь сильно, седиментация диатомей происходит, но в периоды весенних и осенних штормов и эти мелководья обедняются диатомеями и содержание створок в толще песков становится ниже. Поэтому в целом песчаные мелководья мало благоприятны для седиментации диатомей в осадках, хотя и обильно заселены диатомеями в летнее время.

Изучение состава диатомовых комплексов по поперечным профилям показало тесную зависимость численности диатомей в осадках от характера рельефа котловины озера и местоположения станций. Очень богаты створками диатомей отложения озера у подножия подводных береговых склонов, где происходят процессы стекания грунта и створки диатомей вместе с тонкими фракциями осадков смещаются вниз по склону, что видно на примере ст. 49 на стандартном разрезе I, ст. 91 против устья р. Бол. Ельмы. В то же время богатый состав диатомей с высокой их численностью характерен для некоторых прибрежных станций с глубинами 1.5–2.5 м вдоль западного берега озера, где осадки представлены плохо отсортированными заиленными песками и илами. Здесь отлагаются большие количества створок диатомей, преимущественно бентосных, так как процесс волновой активности относительно слаб, что выражается в плохой сортировке осадков. Площади таких участков в прибрежной зоне невелики.

Л и т е р а т у р а

- Д а в ы д о в а Н.Н. Диатомовые водоросли в поверхностном слое донных отложений Онежского озера. - В кн.: Растительный мир Онежского озера. Л., 1971, с. 140-166.
- Д а в ы д о в а Н.Н. Диатомей донных отложений литоральной зоны Онежского озера. - В кн.: Литоральная зона Онежского озера. Л., 1975, с. 192-210.
- Ж и в а г о А.В. Современные геоморфологические процессы на берегах Кубенского озера и Рыбинского водохранилища. - Тр. Ин-та океанол., 1954, т. X, с: 92-108.
- К а б а й л е н е М.В. О распространении диатомовых водорослей в поверхностном слое отложений нескольких озер Литвы. - В кн.: История озер. Вильнюс, 1970, с. 576-585.
- М о т у з В.М., М а х н а ч Н.А., К р у т о у с Э.А. и др. Биостратиграфические исследования в реконструкции палеогеографических обстановок антропогена Белоруссии. - В кн.: Проблемы палеогеографии антропогена Белоруссии. Минск, 1973, с. 166-184.
- П о р к М.И. Об экологии диатомовых водорослей в озерах Эстонии. - Учен. зап. Тартуск. ун-та, тр. по ботанике, 1970, 9, с. 338-352.
- Х у р с е в и ч Г.К. Диатомовые водоросли в поверхностном слое осадков оз. Нарочь. - В кн.: Материалы по палеогеографии и геохимии антропогена Белоруссии. Минск, 1973, с. 69-73.
- A l h o n e n P. Paleolimnological investigations of three inland lakes in South-Western Finland. - Acta Botan. Fen., 76. Helsingfors, 1967, p. 1-59.
- F o g e d N. On the diatom flora of some funen lakes. - Folia Limnol. Scandin., 6, København, 1954, p. 7-75.
- F o g e d N. The diatoms in the basalt area and adjoining areas of Archean Rock in West Greenland. - Medd. om Grønland, 1958, 156, 4, p. 1-34.
- H u t c h i n s o n G.E. A treatise on limnology. V. 2. New York, 1967. 1115 p.

ПЫЛЬЦА И СПОРЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ
ОЗ. КУБЕНСКОГО¹

В общем комплексе лимнологических исследований на оз. Кубенском впервые были поставлены работы по спорово-пыльцевому (палинологическому) анализу донных отложений. Лимнопалинологические исследования проводились в основном в двух аспектах. Во-первых, изучались на содержание пыльцы и спор грунтовые колонки для решения ряда палеолимнологических и палеогеографических вопросов (геохронология, стратиграфия, особенности осадконакопления донных отложений на протяжении позднего плейстоцена и голоцена, история растительности и климата территорий, прилегающих к озеру, и др.). Во-вторых, анализировались поверхностные пробы донных отложений (0–2 см) для выяснения закономерности седиментации пыльцы и спор в водоеме.

8.1. Современные спорово-пыльцевые спектры в поверхностном слое донных отложений

Исследование пыльцы и спор в поверхностном слое осадков имеет важное значение для решения методических вопросов, связанных с выявлением закономерностей распределения пыльцы и спор наземных, водных и прибрежно-водных растений в озерных осадках. Выяснение этих вопросов необходимо для правильной интерпретации ископаемых спорово-пыльцевых спектров, полученных из толщ озерных осадков, и в частности из разнофациальных озерных осадков плейстоцена и голоцена. К настоящему времени подобные работы с разной степенью детальности проведены на Ладожском и Онежском озерах, на оз. Красном (Карельский перешеек), Сейдозере на Кольском полуострове, на различных озерах Литвы (Матвеева, 1950; Левковская, 1967; Хомутова, 1972; Абрамова, Хомутова, 1973; Кабайлене, 1973; Малясова и др., 1974).

На примере изучения поверхностных проб донных осадков оз. Кубенского представляется возможным выявить основные закономерности седиментации пыльцы и спор в условиях крупного (длина

1

Глава написана В.И. Хомутовой.

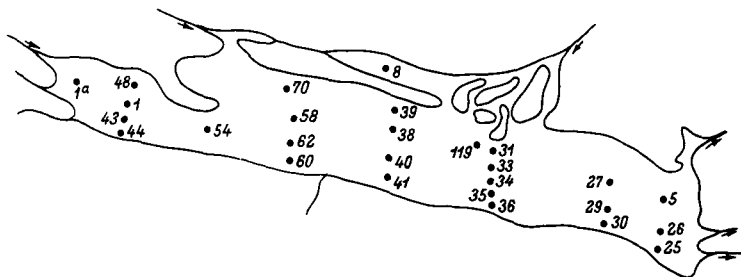


Рис. 30. Расположение и номера станций, где производился отбор поверхностных проб на пыльцевой анализ.

озера - 54 км, наибольшая ширина - 10 км, площадь зеркала - 400 км²) и мелководного (средняя глубина - 2.5 м) озера, имеющего плоский характер дна и слабо выраженные морфодинамические зоны.

Поверхностные пробы отбирались по профилям лотом Воронкова. На содержание пыльцы и спор было исследовано 27 проб (рис. 30). Поверхностный слой осадков в озере представлен илами - мелкоалевритовыми (основной тип осадка), глинистыми и крупноалевритовыми. В направлении от центра к берегам илы фациально переходят в пески различной крупности и галечники (Курочкина, 1974). Полученные с помощью счетной камеры Нажотта значения концентрации (насыщенности) пыльцы и спор в 1 грамме осадка характеризуют количественное содержание микрофоссилий в основных типах осадков оз. Кубенского (табл. 55).

Из анализа данных, приведенных в таблице, видно, что концентрация пыльцы и спор изменяется в больших пределах. Максимальная концентрация (до 22 тыс. в 1 г осадка) наблюдается в мелкоалевритовых илах ($Md - 0.042$, $S_0 - 4.0$). Довольно много пыльцы и спор (от 3800 до 5000 в 1 г осадка) и в глинистых илах ($Md -$ от 0.007 до 0.009, $S_0 -$ от 2.6 до 3.7). По сравнению с илами в песчаных осадках микрофоссилий значительно меньше. Наиболее низкая концентрация (300-600 зерен на 1 г осадка) характерна для средних песков ($Md - 0.28$, $S_0 - 0.38$).

Таким образом, из полученных количественных характеристик следует, что распространение и захоронение пыльцы и спор в оз. Кубенском имеет определенную связь с гранулометрическим составом отложений. Наиболее высокое содержание пыльцы и спор наблюдается в самых тонких осадках, наиболее низкое - в песках различной крупности с большим коэффициентом сортировки. В целом поверхностный слой осадков оз. Кубенского характеризуется высокой концентрацией пыльцы и спор.

При изучении качественного состава спорово-пыльцевых спектров возникает основной вопрос: какие элементы разнообразных растительных ассоциаций южной тайги, в пределах которой расположено

Концентрация пыли и спор в поверхностном слое
донных отложений

Станция	Средний диаметр частиц (M_d), мм	Коэффициент сортировки (S_0)	Концентрация пыли и спор в 1 г осадка естественной влажности
Мелкоалевритовый ил			
26	0.042	4.0	22 000
48	0.040	4.0	18 000
31	0.023	2.3	13 700
1а	-	-	13 000
27	0.028	2.9	11 600
119	-	-	10 200
1	-	-	9 500
38	-	-	8 400
33	0.018	2.2	7 400
43	0.021	3.8	5 200
5	0.028	2.8	4 400
62	0.028	2.8	3 700
8	0.040	2.6	3 600
39	0.014	2.2	3 400
40	0.018	2.5	3 100
70	0.018	2.4	2 900
Глинистый ил			
58	0.009	2.6	5 100
54	0.007	3.7	3 800
34			
Мелкий песок			
34	0.24	1.5	8 400
29	0.12	2.5	4 000
60	0.11	1.7	2 500
44	0.18	1.6	1 000
30	0.21	2.9	600
35	0.18	1.3	550
36	0.16	2.0	400
Песок средний			
25	0.28	0.28	600
41	-	-	300

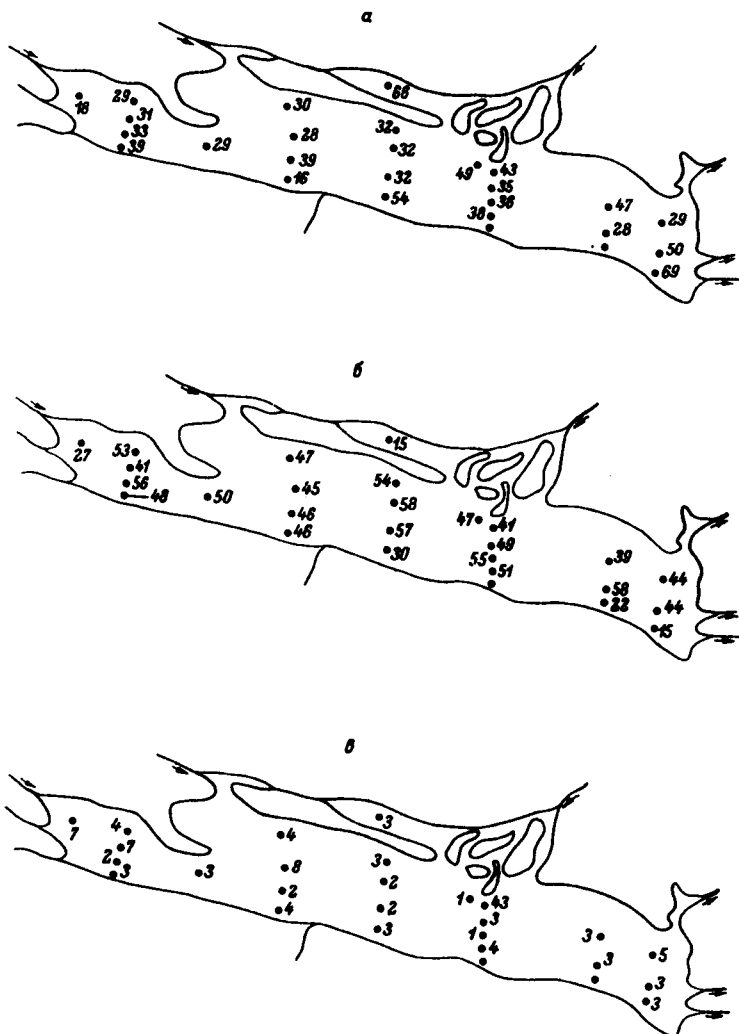


Рис. 31. Распространение пыльцы в поверхностном слое осадков озера.

Ц и ф р а при точке обозначает процентное содержание пыльцы данного вида по отношению к общему количеству пыльцы. Т о ч к а - отсутствие пыльцы данного вида в пробе. А - *Picea abies* (L.) Karst.; Б - *Pinus silvestris* (L.); В - *Betula sect. Albae*;

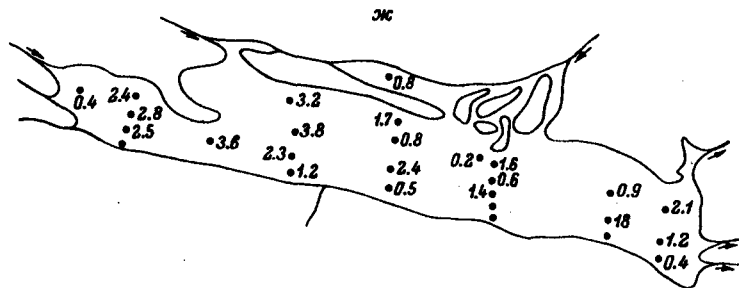
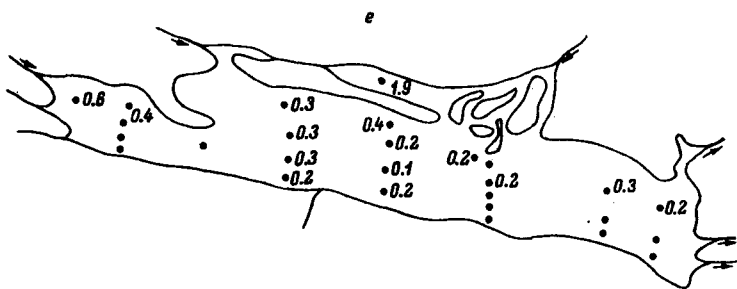
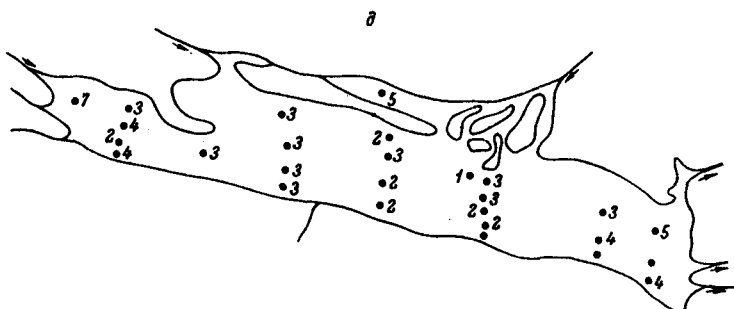
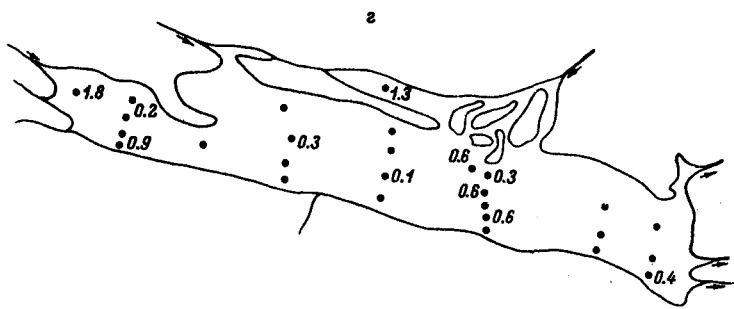


Рис. 31 (продолжения).

Г - *Betula* sect. *Fruticosae*; Д - *Alnus* sp.; Е - пыльца широколиственных пород; Ж - *Gramineae*;

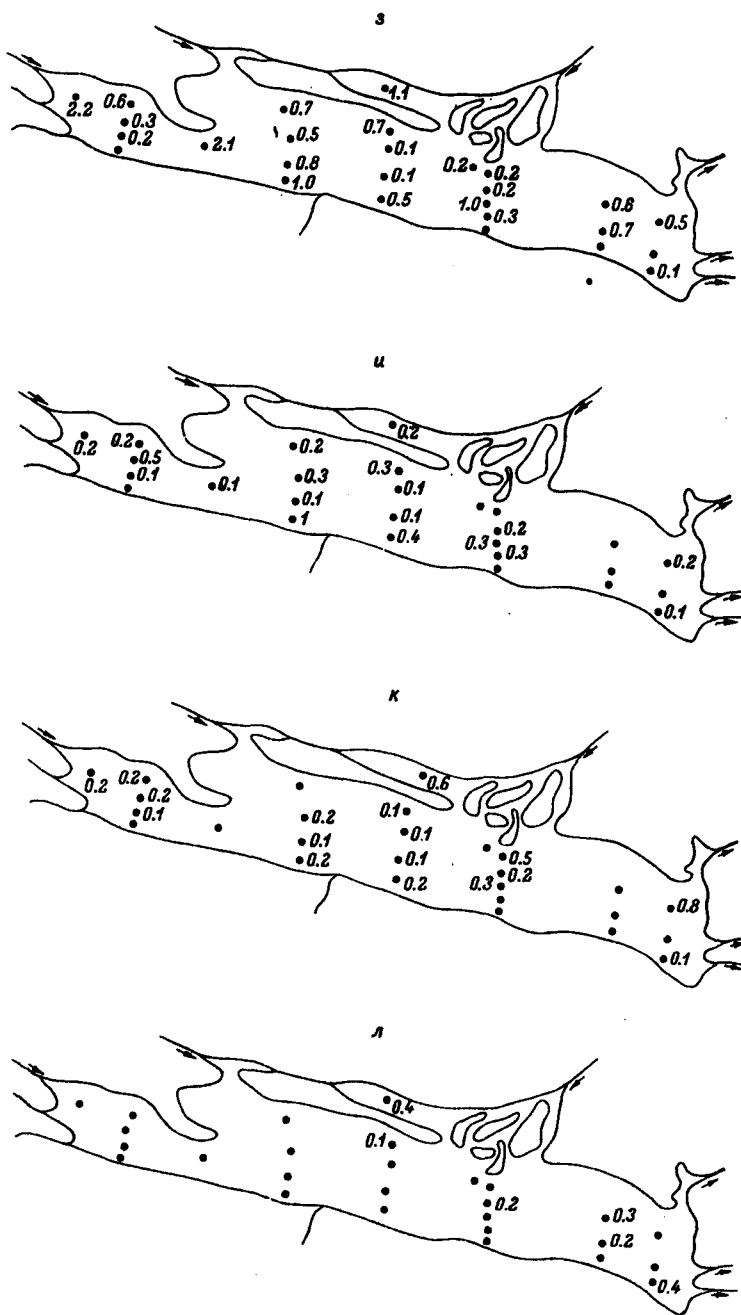


Рис. 31 (продолжение).

3 - Cyperaceae; и - Chenopodiaceae; к - Compositae;
 л - пыльца водных и прибрежно-водных растений.

озеро, находят отражение в составе спорово-пыльцевых спектров донных отложений этого крупного водоема? Следует прежде всего отметить, что в общем составе спектров, независимо от типа осадков, глубины и каких-либо иных факторов, преобладает пыльца древесных пород. Из древесных пород в наибольших количествах отмечена пыльца хвойных пород - *Picea abies* (30-40%) и *Pinus silvestris* (40-60%). Эта пыльца принадлежит растениям - доминантам и эдификаторам основных растительных ассоциаций южной тайги. Наличие воздушных мешков повышает транспортные способности пыльцы хвойных пород (рис. 31, А, Б).

Пыльца лиственных пород (*Betula sect. Albae*, *B. sect. Fruticosae*, *B. nana*) отмечается в очень небольших количествах и довольно равномерно распределена в донных отложениях озера. Береза древовидных форм входит в состав лесных формаций, но играет в них подчиненную роль. Находки пыльцы *Betula sect. Albae* в спектрах поверхностных проб озера малы - содержание пыльцы *Betula sect. Albae* не превышает 8.0%, но чаще находится в пределах 1.0-3.0% (рис. 31, В). Болота очень широко развиты вокруг озера, но находки пыльцы *Betula nana* и *B. sect. Fruticosae* составляют доли процента (рис. 31, Г). Пыльца *Alnus sp.* встречается в спектрах спорадически единичными пыльцевыми зернами (рис. 31, Д). Повышенным содержанием в спектрах пыльцы мелколиственных пород несколько выделяется район северной части озера, где доля пыльцы *Alnus sp.* и *Betula sect. Albae* составляет до 7%, а *Betula sect. Fruticosae* - 1.8%. Пыльца широколиственных пород единично отмечается в некоторых спектрах, чаще всего встречаются зерна липы, лещины, дуба и вяза (рис. 31, Е). Пыльцы кустарничковых и травянистых растений очень мало, представлены эти группы единичными зернами ветроопыляемых растений: *Gramineae* (0.4-3.8%), *Cyperaceae* (0.2-2.2%), *Chenopodiaceae* (0.1-1.0%), *Compositae* (0.1-0.8%) (рис. 31, Ж-К). Из сложноцветных отмечена пыльца лугового разнотравия - *Aster sp.*, *Echinops sp.*, *Scorzonera sp.* и др. Встречается также пыльца *Fagopyrum sp.*, *Plantago sp.*, *Polygonum bistorta*, *Rumex sp.* и др. По данным И.М. Распопова (1974), зарастаемость оз. Кубенского большая (30%), но пыльца водных и прибрежно-водных растений в спектрах отмечается единично и преимущественно в центральной и южной частях озера (рис. 31, Л). Анализ поверхностных проб осадков озера свидетельствует о том, что пыльца водных и прибрежно-водных макрофитов на значительные расстояния не переносится. Попадая на дно, пыльца этой группы растений, видимо, консервируется на месте и представляет собой чисто локальный элемент.

Споры в пробах встречаются постоянно, иногда составляя существенную часть спектров. Флористический состав их беден и ограничивается находками спор *Bryales*, *Sphagnum sp.*,

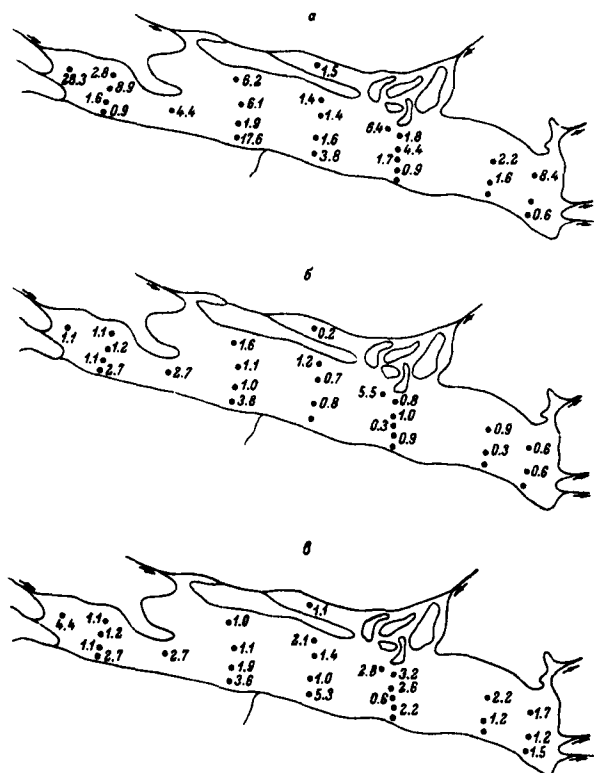


Рис. 32. Распространение спор в поверхностном слое осадков озера.

А - Bryales; Б - *Sphagnum* sp.; В - Polypodiaceae. Остальные обозначения те же, что и на рис. 31.

лесных видов плаунов (*Lycopodium clavatum*, *L. complanatum* L.), Polypodiaceae (рис. 31, А, Б, В; рис. 32).

Таким образом, изучив серию проб донных отложений оз. Кубенского, можно отметить чрезвычайную бедность флористического состава и удивительное однообразие спектров на всей площади донных отложений озера. В целом спорово-пыльцевые спектры дают усредненную картину зонального типа растительности. Локальные элементы разнообразных растительных ассоциаций практически не находят отражения в составе спорово-пыльцевых спектров озерных осадков. В этом отношении спектры оз. Кубенского близки к флористическим характеристикам спектров поверхностных проб донных отложений крупнейших водоемов Европы - Онежского и Ладожского озер (Левковская, 1967; Хомутова, 1972).

Однообразие спорово-пыльцевых спектров донных отложений оз. Кубенского, вероятно всего, может быть объяснено его гидро-

динамическими особенностями. Основными течениями, которые определяют внутренний водообмен озера, являются ветровые течения очень небольшой скорости (5–6 см/сек.). В придонном горизонте независимо от ветровых течений существует устойчивое постоянное течение, которое проходит по центральной части озера и направлено к р. Сухоне (Охлопкова, 1974). Таким образом, поверхностный и придонный слои осадков постоянно перемешиваются. Пыльца и споры, входящие в состав пелитовой фракции, также перемешиваются и более или менее равномерно распределяются по дну озера. Относительное однообразие спорово-пыльцевых спектров наблюдала и М. Кабайлене (1973) при анализе поверхностных проб в неглубоких плоских озерах Литвы.

8.2. Ископаемые спорово-пыльцевые спектры, их значение для геохронологии и стратиграфии донных отложений

Изучение ископаемых спорово-пыльцевых спектров в донных отложениях оз. Кубенского произведено по двум разрезам. Грунто-вые колонки отбирались летом 1973–1974 гг. с лодки поршневой трубкой, изготовленной в Институте озероведения АН СССР по типу илобура Малахова с элементами модернизации, внесенными О.А. Шеховцовым (1969).

Стратиграфия и геохронология донных отложений оз. Кубенского никем еще не изучалась. Данных по исследованию континентальных поздне- и послеледниковых разрезов в районе Кубено-Сухонской впадины (озерно-болотные осадки, торфяники) также немного (Нейштадт, 1957; Гаркуша и др., 1970; Колесникова, Хомутова, 1971). Кроме разрезов донных отложений оз. Кубенского нами в районе Кубено-Сухонской впадины проведен спорово-пыльцевой анализ трех торфяников, которые находятся на междуречье рек Вологды и Лосты (Турундаевское болото), в 20 км на юг от г. Грязовца (Баклановское болото), в 7 км на северо-восток от с. Кубенского (Ивановское болото). Результаты палинологического анализа показали, что формирование торфяных залежей в этих районах происходило на протяжении среднего и позднего голоцена. Наиболее полной представляется спорово-пыльцевая диаграмма Турундаевского болота (рис. 33, см. вкл.). В последнее десятилетие для некоторых поздне- и послеледниковых разрезов (обнажения на реках Содиме, Пучке, Шепияке) в районе исследования получено несколько радиоуглеродных датировок (Гаркуша и др., 1970; Колесникова, Хомутова, 1971). Эти разрезы, возраст осадков которых установлен одновременно палинологическим и радиоуглеродным методами, а также разрез Турундаевского болота используются

нами как основные при сравнении и корреляции донных отложений оз. Кубенского и континентальных разрезов.

Грунтовая колонка 119 взята в районе о. Каменного (рис. 34). По описанию А.А. Курочкиной, в этом разрезе снизу вверх вскрыты горизонты серой однородной глины с гидротроилитовыми примазками (136–30 см), черного ила, переходящего в нижней части в творожистый ил оливкового цвета (30–0 см). По результатам спорово-пыльцевого анализа было установлено, что серые однородные глины формировались на протяжении пребореального периода, черные и оливковые илы – в позднем голоцене – в суббореальном и субатлантическом периодах (Хомутова, 1974).

В центральной части озера, в 4.5 км к северо-северо-востоку от устья р. Бол. Ельма, взята грунтовая колонка 120 (рис. 35). В этом разрезе вскрываются следующие горизонты (снизу вверх):

Глина бежевая, слоистая, плотная, содержащая с 280 см в большом количестве примазки гидротроилита; в основании разреза на глубине 315–325 см содержатся скопления моллюсков	325–152.5 см
Глина серая, однородная, мягкая	152.5–105 см
Горизонт переходный от глины к илам	105–60 см
Ил бурый, мягкий, на глубине 40–45 см отмечается прослойка мелкозернистого песка, содержащего растительные остатки	60–5 см
Наилот бурый	5–0 см

На содержание пыльцы и спор в этом разрезе исследовано послойно 44 образца. На полученной спорово-пыльцевой диаграмме по количественной и флористической характеристикам, закономерным сменам общего состава и отдельных компонентов можно выделить 8 спорово-пыльцевых комплексов, каждый из них характеризует отдельную стратиграфическую зону или подзону и соответствует определенному этапу палеографических условий.

При анализе палинологических диаграмм разрезов грунтовых колонок (рис. 34, 35, см. вкл.) видно, что зоны VII–VI в целом существенно отличаются по флористическим показателям от зон V–I. Эти отличия заключаются в значительно меньшем участии в спектрах VII–VI зон пыльцы древесных пород, отсутствием пыльцы термофильных элементов флоры, значительным, иногда преобладающим участием пыльцы растений перигляциального типа растительности – *Alnaster fruticosus*, *Artemisia* sp., *Betula nana*, *Botrychium boreale*, *Ephedra* sp., *Selaginella selaginoides* и др. Флора в целом имеет явно гляциальный оттенок (Гричук, 1969).

Выше зоны V–I в спектрах происходят изменения в соотношении количеств основных групп пыльцы и спор и их отдельных компонентов как среди древесных пород, так и травянистых растений. Палинологические зоны V–I характеризуются сокращением в спектрах (V зона), а затем почти полным исчезновением элементов перигляциальной флоры, увеличением (V зона), а затем господством

(IV-I зоны) пыльцы древесных пород. Ведущая роль в спектрах этих зон принадлежит пыльце хвойных пород (*Pinus silvestris*, *Picea abies*) и *Betula sect. Albae*. Эти особенности позволяют отнести зоны I-V к послеледниковому времени, а зоны VI-VII - к позднеледниковью.

Выделенные нами зоны сопоставлены с зонами и иными стратиграфическими подразделениями голоцена других авторов. Так, зоны VII-VI - соответствуют древнему голоцену (H₁) М.И. Нейштадта (1957), V-IV - раннему (H₂), III-II - среднему (H₃), зона I - позднему голоцену (H₄). Диаграммы относятся к северорусскому региональному типу. С климатическими периодами схемы Блитта-Сернандера (Sernander, 1910). зоны сопоставляются следующим образом: зоны VII-VI соответствуют субарктическому периоду, V - пребореальному, IV - бореальному, III - атлантическому, II - суббореальному, I - субатлантическому и современному климатическому периоду. Также проведено условное сопоставление с зонами схемы Т. Нильссона (Nilsson, 1964).

Переходим к краткой спорово-пыльцевой характеристике и геохронологии каждой выделенной нами зоны.

VI зона, аллерёд (AL), интервал 325-310 см

Отложения этого времени представлены слоистой бежевой глиной, содержащей в основании разреза растительные остатки и моллюски. Мощность осадков составляет 15 см.

Спорово-пыльцевые спектры данного интервала характеризуются господством в группе общего состава пыльцы древесных пород (20%) и спор (70%). Среди древесных пород доминирует пыльца *Picea abies* (45%), отмечена также пыльца *Pinus silvestris* (25%) и *Alnus sp.* (15%). В группе травянистых растений основными доминантами является пыльца *Artemisia sp.* (45%), *Chenopodiaceae* (20-40%); значительно меньше пыльцы *Cyperaceae* (5-20%) и разнотравья (2-10%). В группе споровых абсолютно господствуют *Bryales* (90-95%), единично отмечены споры *Botrychium boreale*, *Lycopodium clavatum*, *Polypodiaceae*, *Selaginella selaginoides*, *Sphagnum sp.* В соответствии с критериями, разработанными В.П. Гричуком (1969) для установления ранга гляциальных флор, можно спорово-пыльцевые спектры этого горизонта считать отражающими типичные межстадиальные флоры, так как при участии элементов перигляциальной растительности велико значение пыльцы древесных пород, что свидетельствует о преобладании лесных (хвойных) формаций в составе позднеледникового комплекса растительных ассоциаций.

Результаты палинологического анализа отложений аллерёда в оз. Кубенском сопоставимы с палеоботаническими материалами

по изучению разновозрастных осадков континентальных разрезов в районе Кубено-Сухонской впадины (Гаркуша и др., 1970; Хомутова, 1970; Колесникова, Хомутова, 1971). Ряд обнажений, в которых нами исследованы отложения аллерёда, находятся в береговых обрывах на реках Пучке, Содиме, Шепинке, Лихташ. Так, в обнажении на р. Шепинке у дер. Ирхино по данным палинологического, карпологического и радиоуглеродного анализов исследованы озерно-болотные осадки второй половины валдайского оледенения. В этом разрезе обнаружены без перерыва в осадконакоплении отложения от раунисского, плюсского, межстадиала (возраст по C^{14} - $13\ 160 \pm 390$, ЛУ-8А) до отложений позднего дриаса. Отложения, относящиеся к аллерёдскому потеплению, залегают выше этого датированного по C^{14} горизонта. По своей спорово-пыльцевой характеристике горизонт аллерёда тождественен с разновозрастным горизонтом разреза грунтовой кронки 120.

В спектрах господствуют пыльца древесных пород и споры зеленых мхов, причем в группе древесных доминирует пыльца хвойных пород - *Picea abies* и *Pinus silvestris*. Элементы перигляциальной растительности также имеют место - *Artemisia* sp., *Betula nana*, *Botrychium boreale*, *Chenopodiaceae*, *Lycopodium apressum*, *Selaginella selaginoides* и др.

При изучении грунтовых колонок крупнейших современных озер Северо-Запада (Кубенское, Онежское, Ладожское) нами впервые обнаружены и исследованы палинологическим методом отложения древнее позднего дриаса - аллерёда и среднего дриаса (Хомутова, 1972). Исследование аллерёдских слоев в донных отложениях Кубенского и Онежского озер, служащих маркирующим горизонтом для позднеледниковых осадков, и большое сходство их палинологических характеристик важны как для разработки геохронологии и стратиграфии донных отложений озер, так и для понимания общего характера растительного покрова в этот период позднеледниковья. Так как спорово-пыльцевые спектры донных осадков крупных озер отражают обобщенную картину зонального типа растительности, можно заключить, что в период аллерёдского потепления на обширных территориях Северо-Запада Русской равнины господствовали лесные формации таежного типа, причем значение ели в составе лесов этого времени увеличивалось к востоку.

VI зона, верхний дриас (DR₃),
интервал 310-130 см

Отложения верхнего дриаса представлены бежевой слоистой и серой, гомогенной глинами; мощность осадков составляет 180 см. По сравнению со спектрами аллерёдского межстадиала в спектрах этого горизонта господствует пыльца недревесных растений и споры. Доминирует пыльца березы карликовой и приземистой (*Betula nana*, *Betula* sect. *Fruticosae*), которая в сумме сос-

тавляет 30–65% от общего количества пыльцы древесно-кустарниково-вой группы. Пыльца травянистых растений представлена *Artemisia* sp. (50–60%), *Chenopodiaceae* (20–40%), *Cyperaceae* (5–20%), *Gramineae* (2–15%). Анализируя флористический состав спектров, можно отметить большое разнообразие экологических форм. Отмечена пыльца растений тундровых и лесотундровых местообитаний (*Betula nana*, *Botrychium boreale*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides* и др.), пыльца растений, произрастающих на песчаных, щебнисто-каменистых участках (*Lycopodium apressum*, *L. pungens*), а также пыльца мезофитного разнотравья (сем. *Cruciferae*, *Caryophyllaceae*, *Ranunculaceae*, *Umbelliferae* и др.). Значительным было участие в растительном покрове ксерофитных группировок, на что указывает высокий процент пыльцы рода *Artemisia* sp., *Chenopodiaceae*, присутствие пыльцы рода *Ephedra* sp.

Таким образом, в период верхнего дриаса господствовали на водоразделах открытые перигляциальные сообщества, представляющие собой определенные чередования участков с господством березового редколесья, тундровых группировок и ксерофитных степных сообществ.

Наибольшее сходство спорово-пыльцевые характеристики верхнего дриаса донных осадков оз. Кубенского обнаруживают с одновозрастными осадками Онежского озера, где отложения этого возраста изучены нами на большом числе разрезов. Так же как и в донных осадках оз. Кубенского, в горизонтах верхнего дриаса Онежского озера господствует в спектрах пыльца и споры растений перигляциального типа растительности, образованного тундровыми, северотаежными, степными галофитными ценозами (Гричук В.П. и Гричук М.П., 1950).

Из континентальных разрезов, где встречены осадки верхнего дриаса, следует указать обнажение на левом берегу р. Содимы у г. Вологды (Гаркуша и др., 1970). В обнажении вскрываются позднеледниковые озерно-болотные отложения, исследованные комплексом аналитических методов. Отложения позднего дриаса в этом разрезе имеют спорово-пыльцевую характеристику, тождественную спектрам донных осадков оз. Кубенского.

У зона, пребореальный период (РВ),
интервал 130–75 см (колонка 120, рис. 35), 135–30 см
(колонка 119, рис. 34, см. вкл.)

Отложения представлены серой гомогенной глиной и горизонтом, переходным от глин к илам. Наиболее полную палинологическую характеристику получили осадки в разрезе колонки 120 (рис. 35), где, по данным спорово-пыльцевого анализа, представляется возможным выделить три подзоны (снизу вверх – V^c , V^b , V^a).

Спорово-пыльцевые спектры У зоны в целом характеризуются значительными изменениями количественного состава основных компонентов по сравнению со спектрами верхнего дриаса и могут быть выделены по следующим признакам. В общем составе основных групп У зоны (особенно двух подзон - V^C и V^A) содержание пыльцы древесных пород увеличивается (до 65%). В группе древесных в наибольших количествах отмечена пыльца хвойных пород - *Picea abies* и *Pinus silvestris*. Содержание пыльцы травянистых растений снижается по сравнению со спектрами позднеледникового времени. Содержание пыльцы травянистой группы значительно только в спектрах подзоны V^B . Флористический состав пыльцы травянистых растений различается во всех трех подзонах. При господстве во всех спектрах пыльцы *Artemisia* sp. спектры подзоны V^C отличаются повышенным содержанием (до 45%) пыльцы *Cyperaceae*, спектры подзоны V^B - увеличением содержания (до 50%) пыльцы *Gramineae*, постоянным присутствием (до 2%) пыльцы типичного ксерофита *Ephedra* sp. и, наконец, спектры подзоны V^A характеризуются высоким процентом (до 23%) пыльцы мезофитного разнотравья и *Gramineae* (45%). Однако спектры всех трех подзон пребореального периода, отличаясь различным флористическим составом и количественным содержанием отдельных компонентов, как правило, содержат элементы перигляциальной флоры.

Таким образом, в слоях, залегающих непосредственно на осадках верхнего дриаса (подзоны V^C), увеличение в группе общего состава пыльцы древесных пород - ели, сосны - свидетельствует о широком развитии наряду с перигляциальным комплексом растительности лесных сообществ, что связано, несомненно, с улучшением климатических условий. Этот временный интервал, имевший место в начале пребореального периода 10 300-10 000 лет тому назад, получил в литературе название „половецкого потепления“ (Хотинский, 1972). Оно сменилось затем новым похолоданием, обусловившим восстановление ландшафта, несколько напоминающего ландшафт верхнего дриаса. Значительными были пространства, занятые заболоченной лесотундрой с широким развитием кустарниковых формаций, на что указывает высокий процент пыльцы *Betula nana* и *B. sect. Fruticosae*. Здесь же были распространены перигляциальные сообщества. Этот период относительного похолодания был назван В.П. Гричуком „переславльским холодным интервалом“ (Последний ледниковый покров..., 1969).

Результаты палинологического изучения донных отложений озер Кубенского, Лача и Онежского позволяют в рамках пребореального периода выделить еще одну подзону (V^A), которая является переходной от „переславльского интервала“ к бореальному периоду. Данная подзона характеризуется господством пыльцы древовидной березы, сосны с обязательным присутствием во флоре элементов перигляциальной флоры (Хомутова, 1972; 1975).

В настоящее время уже накопилось довольно много фактического материала, подтверждающего представление о сложном, ритмичном развитии растительного покрова на протяжении пребореального времени. Результаты палинологических исследований донных отложений оз. Кубенского, спектры которых дают осредненную картину изменений растительности Северо-Запада, дополняют сведения о развитии растительного покрова этого периода. В континентальных разрезах Северо-Запада Русской равнины выделение в рамках пребореального периода трех подзон наблюдается на диаграммах озерно-болотных отложений в районе Северо-Двинской впадины (Плешивцева, 1971).

IV зона, бореальный период (B0),
интервал 72-25 см

В разрезе грунтовой колонки 120 отложения этого периода представлены горизонтом, переходным от глины к илам и бурыми илами, содержащими на глубине 40-45 см песчаную прослойку с растительными остатками. Мощность осадков составляет 50 см.

Начиная с бореального периода в составе спорово-пыльцевых спектров господствует пыльца древесных пород (78-85%) и споры (до 20%). Пыльца травянистых растений практически отсутствует. Среди древесных доминирует пыльца *Pinus silvestris* (30-55%), в небольшом количестве присутствует пыльца *Picea abies* (8-20%), довольно много пыльцы *Betula* sect. *Albae* (10-40%). Единично отмечаются пыльцевые зерна широколиственных пород - вяза, дуба, лещины. Из споровых в наибольшем количестве отмечены споры *Polypodiaceae* (70-85%), значительно меньше спор *Bryales* (5-10%), *Sphagnum* sp. (2-15%), *Lycopodium clavatum*, *L. complanatum* (в сумме 1-3%). Таким образом, флористический состав спектров, характеризующих IV зону бореального периода, указывает на то, что во флоре этого времени увеличивается содержание лесных мезофитов. Перигляциальные элементы, характерные для позднеледниковых флор и пребореального периода, практически не находят своего отражения во флорах бореального времени. На водораздельных пространствах, примыкающих к Кубенскому озеру, на протяжении бореального периода господствовали хвойные (сосново-еловые) формации.

Наибольшее сходство палинологические характеристики донных осадков оз. Кубенского бореального периода обнаруживают со спектрами донных отложений крупнейших озер Северо-Запада - Ладожского, Онежского, Лача (Абрамова и др., 1967; Хомутова, 1972, 1975). Общие признаки зоны (господство пыльцы сосны, значительное участие пыльцы ели, березы, единичная встречаемость пыльцы широколиственных пород) сближает спектры горизонтов донных осадков оз. Кубенского и с одновозрастными озерно-болотными отложениями разреза Турундаевского торфяника (рис. 33, см. вкл.).

В разрезе Турундаевского болота спектры бореального периода отличаются большим количеством спор, значительным участием пыльцы ольхи, осоковых и мезофильного разнотравья. Эти отличия объясняются локальными условиями формирования спорово-пыльцевых спектров в условиях болота переходного типа.

III зона, атлантический период (AT),
интервал 25-10 см

Отложения этого времени представлены бурым илом. Мощность осадков в разрезе колонки 120 составляет 15 см. В общем составе основных компонентов спорово-пыльцевых спектров этого периода преобладает пыльца древесных пород (80-90%), среди которых доминирует пыльца *Picea abies* (45-55%), *Pinus silvestris* (20-45%), достаточно много пыльцы *Betula sect. Albae* (10-35%). Для спектров данного горизонта характерно максимальное участие пыльцы ольхи (5-8%) и широколиственных пород, пыльца которых в сумме (ΣQM) составляет от 1 до 4%. Среди споровых господствуют *Polypodiaceae* (20-85%) и *Bryales* (20-70%).

Спорово-пыльцевые спектры III зоны донных отложений оз. Кубенского формировались в условиях климатического оптимума голоцена. Этот период ознаменовался широким распространением широколиственных пород, далеко выходящих за пределы современного ареала. Флористические особенности спектров описываемой зоны атлантического периода свидетельствуют о существовании в это время в районе Кубено-Сухонской впадины умеренно-мезофитной флоры с элементами термофильной растительности. В это время произрастали смешанные леса, состоящие из березы, сосны, ели с обязательным участием вяза, дуба, липы и лещины. Общим важным признаком зон атлантического периода на диаграммах озер Кубенского, Лача, Ладожского, Онежского является хорошо выраженный максимум пыльцы широколиственных пород. В процентном отношении содержание пыльцы широколиственных пород в спектрах этого времени составляет: в Ладожском озере - 10%, в Онежском - 3-5%, Лача - 1-3%, Кубенском - 1-4%. Расположенные в одной палеофлористической зоне озерные отложения этих крупнейших водоемов также хорошо коррелируются и по остальным характеристикам. Сравнение IV зоны донных отложений оз. Кубенского с диаграммой Турундаевского болота (рис. 33) показывает большое сходство их палинологических характеристик. В таких же количествах, что и в донных осадках IV зоны колонки 120, в разрезе Турундаевского болота отмечена пыльца *Picea abies*, *Pinus silvestris*, *Betula sect. Albae* и широколиственных пород.

II-1 зоны, суббореальный (SB) и
и субатлантический (SA) периоды

Из двух изученных разрезов суббореальные и субатлантические осадки выделяются достаточно четко только в разрезе колонки 119 (рис. 34, см. вкл.). Отложения суббореального периода залегают на глубине 10-30 см и представлены черным илом, переходящим в нижней части в творожистый ил оливкового цвета. Спорово-пыльцевые спектры донных отложений суббореального периода отличаются абсолютным господством (60-90%) в группе древесных пород пыльцы *Picea abies* при незначительном участии пыльцы *Pinus silvestris* (15-20%) и единичным присутствием пыльцы *Betula sect. Albae* и широколиственных пород.

Горизонт субатлантического периода в колонке 119 выделяется на глубине 0-10 см. Осадки представлены черными илами. Спектры характеризуются участием приблизительно в одинаковых количествах (40-50%) пыльцы хвойных пород - *Picea abies* и *Pinus silvestris*, единичным присутствием пыльцы прочих древесных пород (*Alnus sp.*, *Betula sect. Albae*, широколиственные породы). В группе споровых доминируют *Bryales* (65%) и *Polypodiaceae* (25%).

Спорово-пыльцевые спектры донных отложений этого времени близки по количественным и качественным показателям к спектрам современных поверхностных проб оз. Кубенского. В разрезе грунтовой колонки 120 (рис. 35) трудно „отбить“ суббореальные осадки от субатлантических, поэтому верхняя часть разреза (0-10 см) обозначается двумя зонами (I+II). Аналогичная картина наблюдается и в континентальных разрезах (Турундаевское болото, рис. 33). Следовательно, суббореальный „верхний максимум ели“, очень характерный и показательный на диаграммах донных разрезов Онежского и Ладожского озер, несколько затушевывается на диаграммах более восточных разрезов (озера Кубенское и Лача).

Таким образом, палинологический анализ донных отложений оз. Кубенского показал, что ископаемые спорово-пыльцевые спектры, так же как и современные, освобождены от влияния узколокальных факторов, их изменения по разрезам отражали естественные палеофлористические изменения растительности обширных территорий Северо-Запада Русской равнины на протяжении позднего и послеледникового времени. Это позволило датировать и проводить дробное стратиграфическое подразделение донных отложений оз. Кубенского (межстадиальные (A₁) и стадиальные (DR₃) горизонты, осадки различных периодов послеледникового времени).

Л и т е р а т у р а

А б р а м о в а С.А., Х о м у т о в а В.И. Палинологические исследования донных отложений Онежского озера. - В кн.:

Палинология голоцена и маринопалинология. М., 1973, с. 27-35.

- Абрамова С.А., Давыдова Н.Н., Квасов Д.Д. История Ладожского озера в голоцене по данным спорово-пыльцевого и диатомового анализа. - В кн.: История озер Северо-Запада. Л., 1967, с. 113-132.
- Гаркуша В.И., Котлукова И.В., Семичева В.И., Хомутова В.И. Поздне- и послеледниковые озера Присухонской низины. - В кн.: История озер. Т. И. Вильнюс, 1970, с. 300-310.
- Гричук В.П. Гляциальные флоры и их классификация. - В кн.: Последний ледниковый покров на северо-западе европейской части СССР. М., 1969, с. 57-71.
- Гричук В.П., Гричук М.П. К вопросу о характере приледниковых ландшафтов северо-восточной Прибалтики. - Вopr. географии, 1950, сб. 23, с. 121-143.
- Кабайлене М.В. Формирование пыльцевых спектров и методы их интерпретации с приложением к стратиграфии и истории лесов голоцена Литвы. Автореф. докт. дисс. Вильнюс, 1973, 51 с.
- Колесникова Т.Д., Хомутова В.И. Новые данные к истории развития растительности эпохи Валдайского оледенения на территории Вологодской обл. - ДАН СССР, 1971, 196, № 2, с. 413-417.
- Курочкина А.А. Грунты озера. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 19-20.
- Левковская Г.М. О распределении пыльцы и спор в поверхностном слое донных отложений Ладожского озера. - В кн.: История озер Северо-Запада. Л., 1967, с. 140-145.
- Малясова Е.С., Ельчанинова Е.М., Вишневецкая Е.М. Пыльца и споры из донных осадков озер центральной части Кольского полуострова и некоторые вопросы палеогеографии этой территории. - В кн.: Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. Ч. I. Л., 1974, с. 244-270.
- Матвеева О.В. К вопросу о распределении пыльцы в стоячих водоемах. - В кн.: Труды конференции спорово-пыльцевого анализа 1948 г. М.-Л., 1950, с. 28-51.
- Нейштадт М.И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., 1957. 403 с.
- Охлопкова А.Н. Течения и внутренний водообмен. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 15-16.
- Плешивцева Э.С. Палинологическое обоснование стратиграфического расчленения отложений верхнего плейстоцена и голоцена Северо-Двинской впадины. Автореф. канд. дисс. Л., 1971. 22 с.
- Последний ледниковый покров на территории северо-запада европейской части СССР. М., 1969. 320 с.

- Р а с п о п о в И.М. Растительность озера и его побережий. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 20-22.
- Х о м у т о в а В.И. Палеоботаническое обоснование стратиграфического расчленения средне- и верхнечетвертичных отложений района Вологодской возвышенности и Кубено-Сухонской впадины. Автореф. канд. дис. Л., 1970. 26 с.
- Х о м у т о в а В.И. Результаты изучения грунтовых колонок Онежского озера палинологическим методом. - В кн.: Вопросы геоморфологии и геологии антропогена севера европейской части СССР. Тез, докл. совещ. Апатиты, 1972, с. 34-37.
- Х о м у т о в а В.И. Результаты палинологического изучения грунтовой колонки. - В кн.: Кубенское озеро. Л., 1974, с. 24-26.
- Х о м у т о в а В.И. Первые данные по геохронологии доинных отложений озера Лача. - В кн.: Озера Воже и Лача. Л., 1975, с. 31-34.
- Х о т и н с к и й Н.А. Палеогеографические итоги корреляции этапов развития растительности Северной Евразии в голоцене. Автореф. докт. дис. М., 1972. 47 с.
- Ш е х о в ц о в О.А. Плотность отложений в малых водохранилищах степной части Северного Кавказа. - В кн.: Заиление малых водохранилищ Предкавказья. Л., 1969, с. 106-121.
- Nilsson T. Standardpollendiagramme und C^{14} Datierungen aus dem Agerodsmosse im mittleren Schonen. - Lunds Univ. Arsskr., N.F., Avd. 2, 59, 7, 1964; S. 1-52.
- S e r n a n d e r R. Die schwedischen Torfmoore als Zeugen postglacialer Klimaschwankungen. - In: Die Veränderungen des Klimas seit dem Maximum der letzten Eiszeit. Stockholm, 1910, S. 100-120.

П р и л о ж е н и е

Список водорослей, встреченных в планктоне
и перифитоне оз. Кубенского

Вид	ФИТО- ПЛАНК- ТОН	Пери- фитон
Cyanophyta		
<i>Anabaena constricta</i> (Szaf.) Geitl.	-	+
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb.	+	-
<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr.	+	-
<i>A. lemmermanii</i> P. Richt.	+	+
<i>A. scheremetievi</i> Elenk.	+	+
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>ovalispora</i> Elenk.	+	-
<i>A. scheremetievi</i> f. <i>rotundospora</i> Elenk.	+	-
<i>A. spiroides</i> f. <i>contorta</i> (Kleb.) Elenk.	+	-
<i>A. spiroides</i> f. <i>crassa</i> (Lemm.) Elenk.	+	-
<i>A. spiroides</i> f. <i>meyeriana</i> (Meyer.) Elenk.	+	-
<i>A. variabilis</i> Kütz.	-	+
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs f.		
<i>flos-aquae</i>	+	-
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G.S.West f.		
<i>clathrata</i>	+	-
<i>A. clathrata</i> f. <i>brevis</i> (Bachm.) Elenk.	+	-
<i>A. elabens</i> (Breb.) Elenk. f. <i>elabens</i>	-	+
<i>Coelosphaerium dubium</i> Grun. (<i>Microcystis</i>		
<i>werenbergii</i> Komarek)	+	-
<i>C. kuetzingianum</i> Nag. f. <i>kuetzingianum</i>	+	-
<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb. f.		
<i>limnetica</i>	+	+
<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb. ampl. f. <i>minor</i> ...	-	+
<i>G. minor</i> f. <i>dispersa</i> (Keissl.) Hollerb.	+	-
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb. ampl. f. <i>minuta</i>	+	+
<i>G. turgida</i> (Kütz.) Hollerb.	+	+
<i>Gloeotrichia intermedia</i> (Lemm.) Geitl.	-	+
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz. f. <i>aponina</i>	+	+
<i>G. lacustris</i> Chod. f. <i>lacustris</i>	+	+
<i>G. lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk. ...	+	-
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehr.) Näg.	+	-
<i>M. elegans</i> A. Bs.	+	-
<i>M. major</i> (Smith) Geitl.	-	+
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	+	+
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk.		
f. <i>aeruginosa</i>	+	+
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>flos-aquae</i> (Wittr.) Elenk.	+	-

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>marginata</i> (Menegh.) Elenk.	+	-
<i>M. aeruginosa</i> f. <i>sphaerodictyoides</i> Elenk.	+	-
<i>M. grevillei</i> (Hass.) Elenk. f. <i>grevillei</i>	+	-
<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti emend Elenk. f. <i>pulverea</i>	+	-
<i>M. pulverea</i> f. <i>conferta</i> (W. et G.S. West.) Elenk.	+	-
<i>M. pulverea</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk.	+	+
<i>M. pulverea</i> f. <i>parasitica</i> (Kütz.) Elenk. ..	+	-
<i>M. pulverea</i> f. <i>planctonica</i> (G.M. Smith) Elenk.	+	-
<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom. f. <i>agardhii</i>	+	+
<i>O. amphibia</i> Ag. f. <i>amphibia</i>	-	+
<i>O. mougeotii</i> (Kütz.) Forti f. <i>mougeotii</i>	-	+
<i>O. subtilissima</i> Kütz.	+	+
<i>Phormidium ambiguum</i> Gom.	-	+
<i>Ph. uncinatum</i> (Ag.) Gom.	+	-
<i>Snowella rosea</i> (Snow.) Elenk.	+	-
<i>Sphaeronostoc coeruleum</i> (Lyngb.) Elenk.	-	+
<i>Spirulina jenniferi</i> (Hass.) Kütz.	-	+
<i>Synechocystis crassa</i> Woronich.	+	-
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz.	-	+
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Ung.) Elenk.	+	+
Chrysophyta		
<i>Dinobryon bavaricum</i> Imh. var. <i>bavaricum</i>	+	-
<i>D. divergens</i> Imb. var. <i>divergens</i>	+	+
<i>D. sociale</i> Ehr. var. <i>sociale</i>	+	-
<i>Mallomonas</i> sp.	+	-
<i>Mallomonas</i> sp. sp.	+	-
<i>Synura uvella</i> Ehr.	+	-
<i>Uroglenopsis americana</i> Lemm.	+	-
Bacillariophyta		
<i>Achnanthes calcar</i> Cl.	-	+
<i>A. exigua</i> Grun. var. <i>exigua</i>	+	-
<i>A. hauskiana</i> Grun. var. <i>hauskiana</i>	-	+
<i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun. var. <i>lanceolata</i>	-	+
<i>A. minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	-	+
<i>A. minutissima</i> var. <i>cryptocephala</i> Grun. .	-	+
<i>A. peragalloi</i> Brun. et Herib.	-	+
<i>Amphipleura pellucida</i> Kütz.	-	+
<i>Amphiprora ornata</i> Bail.	+	-
<i>Amphora ovalis</i> Kütz. var. <i>ovalis</i>	+	+

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>Asterionella gracillima</i> (Hantzsch.) Heib. ...	+	-
<i>A. formosa</i> Hass, var. <i>formosa</i>	+	+
<i>Attheya zachariassii</i> Brun.	+	-
<i>Caloneis schumanniana</i> var. <i>biconstricta</i> Grun.	+	-
<i>Campylodiscus noricus</i> var. <i>hibernicus</i> (Ehr.) Grun.	+	-
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr, var. <i>pediculus</i>	+	+
<i>C. placentula</i> Ehr, var. <i>placentula</i>	-	+
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehr.) Cl.	+	+
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Herib, et Perag.) Cl.	-	+
<i>C. placentula</i> var. <i>rouxii</i> (Brun, et Herib.) Cl.	-	+
<i>Cymatopleura brunii</i> Petit	-	+
<i>C. elliptica</i> (Breb.) W.Sm, var. <i>elliptica</i>	+	-
<i>C. elliptica</i> var. <i>discoidea</i> Wisl, et Kolbe	+	+
<i>C. elliptica</i> var. <i>hibernica</i> (W.Sm.) Hust.	-	+
<i>C. elliptica</i> var. <i>nobilis</i> (Hantzsch.) Hust.	+	-
<i>C. solea</i> (Breb.) W.Sm, var. <i>solea</i>	+	-
<i>C. solea</i> var. <i>rugosa</i> O.Müll.	+	-
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kütz.	+	+
<i>C. kuetzingiana</i> Thwait, var. <i>kuetzingiana</i>	-	+
<i>C. meneghiniana</i> Kütz.	+	-
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.	-	+
<i>C. aspera</i> (Ehr.) Cl.	+	-
<i>C. cistula</i> (Hemp.) Grun, var. <i>cistula</i>	+	+
<i>C. helvetica</i> Kütz, var. <i>helvetica</i>	-	+
<i>C. lanceolata</i> (Ehr.) V.H, var. <i>lanceolata</i>	-	+
<i>C. lanceolata</i> var. <i>notata</i> Wisl, et Poretzky	-	+
<i>C. tumida</i> (Breb.) V.H, var. <i>tumida</i>	-	+
<i>C. turgida</i> (Greg.) Cl, var. <i>turgida</i>	-	+
<i>C. ventricosa</i> Kütz, var. <i>ventricosa</i>	-	+
<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag, var. <i>elon-</i> <i>gatum</i>	+	+
<i>D. hiemale</i> (Lyngb.) Heib, var. <i>hiemale</i>	-	+
<i>D. vulgare</i> var. <i>productum</i> Grun.	+	-
<i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cl, var. <i>ovalis</i>	+	-
<i>D. parma</i> Cl.	-	+
<i>Epithemia sorex</i> Kütz, var. <i>sorex</i>	+	+
<i>E. turgida</i> var. <i>granulata</i> (Ehr.) Grun. ...	+	-
<i>E. zebra</i> (Ehr.) Kütz, var. <i>zebra</i>	+	+
<i>E. zebra</i> var. <i>porzellus</i> (Kütz.) Grun. ...	-	+
<i>E. zebra</i> var. <i>saxonica</i> (Kütz.) Grun. ...	+	+
<i>Eunotia arcus</i> Ehr, var. <i>arcus</i>	-	+
<i>E. arcus</i> var. <i>bidens</i> Grun.	-	+
<i>E. diodon</i> Ehr.	-	+
<i>E. pectinalis</i> var. <i>undulata</i> Ralfs	-	+

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>E. pectinalis</i> var. <i>ventralis</i> (Ehr.) Hust.	+	-
<i>E. praerupta</i> var. <i>bidens</i> (W.Sm.) Grun.	+	-
<i>E. sudetica</i> O.Müll. var. <i>sudetica</i>	-	+
<i>E. valida</i> Hust.	-	+
<i>Fragilaria capucina</i> Desm. var. <i>capucina</i>	+	+
<i>F. capucina</i> var. <i>lanceolata</i> Grun.	-	+
<i>F. capucina</i> var. <i>mesolepta</i> Rabenh.	+	+
<i>F. construens</i> (Ehr.) Grun. var. <i>cons- truens</i>	+	+
<i>F. construens</i> var. <i>binodis</i> (Ehr.) Grun.	+	+
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	+	+
<i>F. intermedia</i> Grun. var. <i>intermedia</i>	-	+
<i>F. virescens</i> Ralfs. var. <i>virescens</i>	-	+
<i>Gomphonema acuminatum</i> var. <i>coronatum</i> (Ehr.) W.Sm.	+	-
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> Cl.	-	+
<i>G. olivaceum</i> var. <i>minutissimum</i> Hust. ...	-	+
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kütz.) Rabenh. var. <i>acuminatum</i>	+	+
<i>G. attenuatum</i> (Kütz.) Rabenh.	+	-
<i>Melosira ambigua</i> (Grun.) O.Müll.	+	+
<i>M. binderana</i> Kütz.	+	-
<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun.	-	+
<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs. var. <i>granulata</i>	+	+
<i>M. granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O.Müll.) Hust.	+	-
<i>M. islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O.Müll.	+	+
<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>italica</i>	+	+
<i>M. italica</i> f. <i>curvata</i> (Pant.) Hust.	+	-
<i>M. italica</i> var. <i>valida</i> (Grun.) Hust.	+	-
<i>Melosira undulata</i> (Ehr.) Kütz. var. <i>un- dulata</i>	+	-
<i>M. varians</i> Ag. var. <i>varians</i>	-	+
<i>Navicula amphibola</i> Cl. var. <i>amphibola</i> ...	-	+
<i>N. cryptocephala</i> Kütz. var. <i>cryptocephala</i>	+	-
<i>N. gastrum</i> Ehr. var. <i>gastrum</i>	+	-
<i>N. lacustris</i> Greg. var. <i>lacustris</i>	-	+
<i>N. lacustris</i> var. <i>parallela</i> Wisl. et Kolbe	-	+
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun. var. <i>placentu- la</i>	+	-
<i>N. radiosa</i> Kütz. var. <i>radiosa</i>	+	+
<i>N. scutelloides</i> W.Sm.	-	+
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun. f. <i>tuscula</i>	+	-
<i>Nitzschia angustata</i> (W.Sm.) Grun. var. <i>angustata</i>	-	+
<i>N. holsatica</i> Hust.	+	-
<i>N. palea</i> (Kütz.) W.Sm. var. <i>palea</i>	+	-

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W.Sm. var. <i>sigma</i>	+	-
<i>N. sigmoidea</i> (Ehr.) W.Sm. var. <i>sigmoidea</i>	+	-
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-
<i>Opephora martyi</i> Herib.	-	+
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr. var. <i>borealis</i>	-	+
<i>P. interrupta</i> f. <i>minor</i> Boye P.	-	+
<i>P. lata</i> (Breb.) W.Sm. var. <i>lata</i>	+	-
<i>P. major</i> (Kütz.) Cl. var. <i>major</i>	+	+
<i>P. microstauron</i> f. <i>biundulata</i> O.Müll.	+	-
<i>P. viridis</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>viridis</i>	+	-
<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O.Müll. var. <i>gib- ba</i>	+	+
<i>Rh. parallela</i> (Grun.) O.Müll.	-	+
<i>Stauroneis anceps</i> Ehr. var. <i>anceps</i>	-	+
<i>S. smithii</i> Grun. var. <i>smithii</i>	+	-
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun. var. <i>astraea</i>	+	+
<i>St. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun.	+	-
<i>St. hantzschii</i> Grun.	-	+
<i>Surirella biseriata</i> Breb. var. <i>biseriata</i>	+	-
<i>S. biseriata</i> var. <i>constricta</i> Grun.	+	+
<i>S. capronii</i> Breb. var. <i>capronii</i>	+	-
<i>S. gracilis</i> (W.Sm.) Grun.	+	-
<i>S. linearis</i> W.Sm. var. <i>linearis</i>	+	+
<i>S. linearis</i> var. <i>constricta</i> (Ehr.) Grun.	+	-
<i>S. linearis</i> var. <i>helvetica</i> (Brun.) Meist.	+	-
<i>S. ovata</i> Kütz. var. <i>ovata</i>	+	-
<i>S. robusta</i> var. <i>splendida</i> Ehr.	+	-
<i>S. tenera</i> Greg. f. <i>tenera</i>	+	-
<i>S. turgida</i> W.Sm. var. <i>turgida</i>	-	+
<i>Synedra acus</i> Kütz. var. <i>acus</i>	+	-
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grun.	+	-
<i>S. capitata</i> Ehr.	+	+
<i>S. parasitica</i> (W.Sm.) Hust. var. <i>parasitica</i>	+	-
<i>S. parasitica</i> var. <i>subconstricta</i> Grun.	+	-
<i>S. rumpens</i> Kütz. var. <i>rumpens</i>	-	+
<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. var. <i>ulna</i>	-	+
<i>S. ulna</i> var. <i>aequalis</i> (Kütz.) Hust.	+	+
<i>S. ulna</i> var. <i>danica</i> (Kütz.) Grun.	+	-
<i>S. vaucheriae</i> Kütz. var. <i>vaucheriae</i>	-	+
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz. var. <i>fenestrata</i>	+	+
<i>T. fenestrata</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	+	-
<i>T. flocculosa</i> (Roth.) Kütz.	+	+
Xanthophyta		
<i>Pseudostaurastrum enorme</i> (Ralfs.) Chod.	+	-

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>Tribonema affine</i> West.	+	-
<i>T. angustissima</i> Pasch.	+	-
<i>T. viride</i> Pasch.	+	-
<i>T. vulgare</i> Pasch.	+	-
Pyrrophyta		
<i>Ceratium hirundinella</i> f. <i>furcoides</i> (Lev.) Schröder	+	-
<i>C. hirundinella</i> f. <i>gracile</i> Bachm.	+	-
<i>C. hirundinella</i> f. <i>robustum</i> (Amb.) Bachm.	+	-
<i>Gleionodinium quadridens</i> (Stein) Schiller	+	-
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F.M.) Ehr. f. <i>cin-</i> <i>ctum</i>	+	-
<i>P. umbonatum</i> Stein	+	-
Euglenophyta		
<i>Euglena oxyuris</i> Schmarda var. <i>oxyuris</i> ...	+	-
<i>E. splendens</i> Dang.	+	-
<i>Euglena</i> sp.	+	-
<i>Phacus longicauda</i> (Ehr.) Duj f. <i>longicau-</i> <i>da</i>	+	-
<i>Ph. megapyrenoides</i> Roll.	+	-
<i>Strombomonas longicauda</i> (Swir.) Dafl.	+	-
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. var. <i>hispida</i>	+	-
<i>Tr. hispida</i> var. <i>crenulato-collis</i> (Mascell) Lemm.	+	-
<i>Tr. planctonica</i> Swir. var. <i>planctonica</i>	+	-
<i>Tr. planctonica</i> var. <i>oblonga</i> Drex.	+	-
<i>Tr. volvocina</i> Ehr. f. <i>volvocina</i>	+	-
Chlorophyta		
<i>Botryococcus Braunii</i> Kütz.	+	-
<i>Bulbochaete</i> sp.	+	+
<i>Chaetophora elegans</i> (Roth.) Agardh.	-	+
<i>Closterium lineatum</i> Ehrenb.	+	-
<i>Cl. parvulum</i> Näg. f. <i>parvulum</i>	+	-
<i>Coelastrum cambricum</i> Archer. var. <i>camabri-</i> <i>cum</i>	+	-
<i>C. microporum</i> Naeg. f. <i>microporum</i>	+	+
<i>C. sphaericum</i> Naeg.	+	-
<i>Coenococcus planctonicus</i> Korschik.	+	-
<i>Coleochaete scutata</i> Brebisson	-	+
<i>Cosmarium abbreviatum</i> var. <i>planctonica</i> Ch.	-	+
<i>C. botrutis</i> Menegh. var. <i>botrutis</i>	-	+

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>C. impressulum</i> Elbv.	+	-
<i>C. ochtodes</i> Nordst.	+	-
<i>C. ornatum</i> Ralfs var. <i>ornatum</i>	-	+
<i>C. portianum</i> Arch. var. <i>portianum</i>	-	+
<i>C. phaseolus</i> var. <i>elevatum</i> Nordst.	+	-
<i>C. protractum</i> (Näg.) De Bary	+	-
<i>C. turpinii</i> Breb. var. <i>turpinii</i>	+	+
<i>Crucigenia irregularis</i> Wille	+	-
<i>C. quadrata</i> Morren.	+	-
<i>C. rectangularis</i> (A.Br.) Gay	+	-
<i>C. tetrapedia</i> (Kirch.) W. et W.	+	-
<i>Desmidium schwartzii</i> Ag.	-	+
<i>Dictyochloris globosa</i> Korschik.	+	-
<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Naeg.	+	-
<i>D. pulchellum</i> var. <i>ovatum</i> Korschik	-	+
<i>D. pulchellum</i> Wood. var. <i>pulchellum</i>	+	+
<i>D. reniforme</i> Bulnheim	+	-
<i>D. simplex</i> Korschik.	+	-
<i>Docidium baculum</i> Breb. f. <i>baculum</i>	-	+
<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	-	+
<i>Glaucosphaeria vacuolata</i> Korschik.	-	+
<i>Golenkinia brevispina</i> Korschik. sp. n.	+	-
<i>Golenkiniopsis longispina</i> Korschik.	+	-
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Sm.) Breb.	+	-
<i>Kirchneriella contorta</i> Korschik.	+	-
<i>K. irregularis</i> Korschik. var. <i>irregularis</i> ..	+	-
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb. var. <i>lunaris</i> ...	+	-
<i>K. obesa</i> (West.) Schmidle var. <i>obesa</i> ...	+	-
<i>Lagerheimia citrifomis</i> (Snow) G.M. Smith.	+	-
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Printz.	+	-
<i>Lambertia spatulifera</i> Korschik.	+	-
<i>Micractinium quadrisetum</i> (Lemm.) G.M. Smith.	+	-
<i>Mougeotia</i> sp.	-	+
<i>Nephrocytium lunatum</i> West.	+	-
<i>Oocystis borgei</i> Snow.	+	-
<i>O. lacustris</i> Chod.	+	-
<i>O. submarina</i> Lagerh.	+	-
<i>Oedogonium</i> sp.	-	+
<i>Palmellocystis planctonica</i> Korschik.	+	+
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	+	-
<i>Pediastrum angulosum</i> (Ehr.) Menegh. ...	+	-
<i>P. biradiatum</i> Meyen.	+	-
<i>P. boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+	+
<i>P. duplex</i> Meyen.	+	-
<i>P. duplex</i> var. <i>cornutum</i> Racib.	-	+
<i>P. duplex</i> Meyen. f. <i>setigera</i>	-	+
<i>P. kawraiskyi</i> Schmidle	+	-

Вид	Фито- планк- тон	Пери- фитон
<i>P. tetras</i> (Ehrb.) Ralfs var. <i>tetras</i>	+	-
<i>P. tetras</i> var. <i>tetraodon</i> (Corda) Rabenh.	-	+
<i>Schroederia robusta</i> Korschik.	+	-
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	+	-
<i>S. acuminatus</i> var. <i>alternans</i> (Swir.)	+	-
<i>S. acuminatus</i> var. <i>biseriatus</i> Reinh.	+	-
<i>Scenedesmus apiculatus</i> (W. et W.) Chod. f. <i>apiculatus</i>	+	-
<i>S. arcuatus</i> Lemm. var. <i>arcuatus</i>	+	-
<i>S. arcuatus</i> var. <i>platydiscus</i> Smith.	+	-
<i>S. biugatus</i> (Turp.) Kütz. var. <i>biugatus</i> ..	+	-
<i>S. brasiliensis</i> Bohl. var. <i>brasiliensis</i>	+	-
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadri- cauda</i>	+	-
<i>S. quadricauda</i> var. <i>abundans</i> Kirchn.	+	-
<i>S. quadricauda</i> var. <i>spinus</i> Deduss.	+	-
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Breb. var. <i>quadri- cauda</i>	+	-
<i>S. serratus</i> (Corda) Bohl.	+	+
<i>Staurastrum dejectum</i> Breb.	+	-
<i>St. gracile</i> Ralfs.	+	-
<i>St. gracile</i> var. <i>tenuissima</i>	+	-
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> Chod.	+	-
<i>Sphaerozosma</i> sp.	+	-
<i>Spirogyra</i> sp.	+	+
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg. var. <i>caudatum</i>	+	-
<i>T. minimum</i> (A.Br.) Hansg. var. <i>minimum</i>	+	+
<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern.	+	-
<i>Trochiscia aciculifera</i> (Lagerh.) Hansg. ..	+	+
<i>Ulothrix zonata</i> Kütz.	-	+
<i>Ulothrix</i> sp.	+	-

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение		3
Г л а в а 1.	Гидрохимическая характеристика оз. Кубенского и его притоков (Л.Ф. Жехновская)	5
	1.1. Гидрохимическая характеристика притоков.....	5
	1.2. Общая минерализация и ионный состав воды притоков	7
	1.3. Содержание растворенного кислорода, биогенных и органических веществ в воде притоков	12
	1.4. Общая минерализация и ионный состав воды озера	16
	1.5. Растворенные газы и рН воды озера	17
	1.6. Органическое вещество в воде озера	24
	1.7. Режим биогенных веществ	28
	Литература	38
Г л а в а 2.	Донные отложения оз. Кубенского (А.А. Курочкина)	39
	2.1. Седиментация и общая характеристика донных отложений	41
	2.2. Стратификация донных отложений	52
	2.3. Распределение основных химических компонентов	53
	Литература	67
Г л а в а 3.	Высшая водная растительность оз. Кубенского (И.М. Распопов)	68
	3.1. Флора и растительность	68
	3.2. Геоботаническая характеристика	78
	3.3. Продукция макрофитов	83
	Литература	88
Г л а в а 4.	Водоросли обрастаний оз. Кубенского (М.А. Рычкова)	89
	Литература	104
Г л а в а 5.	Фитопланктон и первичная продукция оз. Кубенского (Н.Ю. Сенатская)	107
	5.1. Флористический состав и численность фитопланктона	108
	5.2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона	112
	5.3. Первичная продукция	116
	Литература	127
Г л а в а 6.	Формирование, распределение и продукция бактерий оз. Кубенского (Д.Н. Александрова, Л.В. Смирнова)	129

	6.1. Бактериопланктон	129
	6.2. Колебания численности бактериопланктона	139
	6.3. Время генерации и продукция бактериопланкто- на	142
	6.4. Физиологические группы бактерий	146
	6.5. Микрофлора донных отложений	150
	6.6. Процессы самоочищения водоемов	155
	Литература	156
Г л а в а	7. Процессы седиментации диатомей и формирование диатомовых комплексов в донных отложениях оз. Кубенского (Н.Н. Давыдова)	159
	7.1. Общая характеристика диатомей в отложениях	159
	7.2. Диатомовые комплексы в отложениях разно- го гранулометрического состава	174
	7.3. Особенности формирования диатомовых комп- лексов в донных отложениях	178
	Литература	191
Г л а в а	8. Пыльца и споры в донных отложениях оз. Кубенс- кого (В.И. Хомутова)	192
	8.1. Современные спорово-пыльцевые спектры в поверхностном слое донных отложений	192
	8.2. Ископаемые спорово-пыльцевые спектры, их значение для геохронологии и стратиграфии донных отложений	200
	Литература	208
Приложение	211

Озеро Кубенское. Часть II.

Гидрохимия, донные отложения, растительные сообщества

Утверждено к печати
Институтом озероведения АН СССР

Редактор издательства Г.Л. Кирикова
Художник Я.В. Таубвурцель
Технический редактор Н.А. Мяготина
Корректоры Л.М. Агаджанова и О.И. Буркова

Подписано к печати 23/У 1977г. Формат 60x90 1/16. Бумага № 1
Печ. л. 13³/₄ + 2 вкл. (1¹/₄ печ.л.) = 15 усл. печ. л.
Уч.-изд. л. 16.88. Изд. № 6470. Тип. зак. № 92 М-26074. Тираж 750
Цена 1 р. 70 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства „Наука“. 199034; Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12